E. Wheeler.
Pamphlet Coll.

STUDIEN

ÜBER DIE

REGENERATION

VON

PROF. DR. B. NĚMEC
VORSTAND DES PFLANZENPHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES
DER K. K. BÖHM. UNIVERSITÄT IN PRAG

MIT 180 ABBILDUNGEN IM TEXT

BERLIN
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
SW 11 DESSAUERSTRASSE 29
1905

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL INSTITUTE
10 MAR 1960

STUDIEN

ÜBER DIE

REGENERATION

VON

PROF. DR. B. NĚMEC

VORSTAND DES PFLANZENPHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES
DER K. K. BÖHM. UNIVERSITÄT IN PRAG

MIT 180 ABBILDUNGEN IM TEXT

BERLIN
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
SW 11 DESSAUERSTRASSE 29
1905

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von A. Hopfer in Burg b. M.

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung	1
II. Äußere Erscheinungen an den verwundeten Wurzeln	9
III. Der Regenerationsvorgang an dekapitierten Wurzeln	27
IV. Die inneren Vorgänge in den verwundeten Wurzeln	47
V. Über Wundheilung und Wachstumserscheinungen an dekapitierten Farnwurzeln	173
VI. Abnorme Kernteilungen in dekapitierten Farnwurzeln	200
VII. Regenerationserscheinungen bei *Ficaria verna*, *Dendrobium nobile*, *Allium cepa* und *Euphorbia lathyris*	215
VIII. Die Auslösung der Regenerationsvorgänge	229
IX. Allgemeines über die Neubildung der Wurzelspitze	251
X. Die normalen Zellteilungen während der Regenerationsvorgänge	265
XI. Beeinflussung der Regeneration durch äußere und innere Faktoren	272
XII. Die Beziehungen zwischen einzelnen Regenerationsvorgängen und der Reproduktion	288
XIII. Polarität und Regeneration	297
XIV. Wachstum und Regeneration	302
XV. Die Spezifität der Zellen und Gewebe	308
XVI. Das Schicksal der ursprünglichen Wurzelspitzen	316
XVII. Die Neubildung der Wurzelspitzen vom teleologischen Standpunkte aus betrachtet	318
XVIII. Die Entwicklung und die Eigenschaften der Statocyten	325
XIX. Die Beziehungen zwischen dem Vorhandensein der Statocyten und dem Geotropismus	334
XX. Die traumatropen Krümmungen	350
XXI. Schlußbemerkungen und Zusammenfassung der wichtigsten Resultate	355
XXII. Versuche	365
Literatur	383

I. Einleitung.

In den letzten Jahren werden die Regenerationsvorgänge an den Pflanzen mit erneutem Interesse untersucht. Es liegt in denselben eines der verbreitetsten Reaktionsvermögen der Pflanzen vor, dessen Studium uns nicht nur über bestimmte, auf anderem Wege nicht so gut erkennbare physiologische Eigenschaften des lebendigen Pflanzenkörpers Aufschluß gibt — ich erwähne nur die Polarität — sondern auch wichtige Fragen über die Zweckmäßigkeit derartiger Reaktionen, über ihren Ursprung und ihre Stellung unter den übrigen Naturerscheinungen zu lösen hilft. Es wurde der Versuch gemacht, eben an den Regenerationsvorgängen die Eigenart des vitalen Geschehens den Vorgängen der anorganischen Welt gegenüber zu demonstrieren und es ist nicht zu bestreiten, daß derartigen Fragen eine fundamentale Bedeutung zukommt. Mir scheint, daß am botanischen Gebiete in dieser Beziehung das Tatsachenmaterial noch ziemlich spärlich ist und besonders an den Wurzelspitzen, die zur Untersuchung von Regenerationsvorgängen in so hohem Grade günstig sind, wurden die Versuche ziemlich wenig variiert. Dies waren Momente, welche mich bestimmten, vor zwei Jahren die Regenerationsvorgänge an den Wurzelspitzen durch verschiedenartig modifizierte Versuche zu prüfen. Unterdessen ist die Arbeit von Simon erschienen, welche mir zu weiteren Untersuchungen Anlaß gegeben hat. Im Frühjahr 1902 wurden an Farnwurzeln Regenerationsversuche angestellt, in welchen die Bedeutung der Terminalzelle klargelegt werden sollte, 1903 und 1904 wurden dieselben fortgesetzt. Dieses Jahr (1904) wurden auch mehrere Versuche an Wurzeln von *Equisetum* angestellt. Daneben wurde auch die Regenerationsfähigkeit an Phanerogamenwurzeln untersucht, hauptsächlich an den Wurzeln von *Vicia faba*.

Während der Untersuchungen tauchten immer neue Fragen und Aufgaben auf. So z. B. über die Regenerationsvorgänge an Wurzeln, welche Statolithenstärke in ihren Hauben entbehren, oder an solchen, deren Wachstumsfähigkeit unter natürlichen Bedingungen

beschränkt ist. Ein nicht geringes Interesse haben für mich die Fragen gehabt, wie die Regeneration in Wurzeln vor sich gehen wird, welche bis zur Initialengruppe verlaufende Milchröhren besitzen, besonders, wenn es gelänge, diese Elemente in dem regenerierenden Zellenkomplex abzutöten. Auch der Einfluß der äußeren Faktoren auf die Regeneration mußte wenigstens in einigen Beziehungen untersucht werden. Nebenbei wurden auch einige Versuche über die traumatropen Krümmungen angestellt. Von cytologischen Beobachtungen, welche ich während meiner Arbeit gemacht habe, werden hier nur die wichtigsten angeführt und zwar jene, welche hyperchromatische Teilungen betreffen. Unterdessen ist der Umfang der Arbeit so sehr herangewachsen, daß ich in manchen Partien bloß eine Auswahl der nötigsten Erfahrungen anführen konnte. Besonders habe ich mich entschlossen, Versuche an Stammscheiteln und Blattanlagen hier nicht anzuführen, da sich dadurch auch die Veröffentlichung der vorliegenden Arbeit wesentlich verzögert hätte. Auch wurde nur das nötigste von den Versuchen angeführt, welche den Zweck hatten, den Einfluß der Ernährung auf die Regeneration und besonders auf das Erscheinen der Statolithenstärke und die geotropische Reaktionsfähigkeit der Wurzeln klarzulegen. Das alles soll später erfolgen.

An den regenerierenden Wurzeln mußten nicht nur die äußeren Erscheinungen, sondern auch die inneren sich in denselben abspielenden Prozesse studiert werden. Es wurden daher die Wurzeln einerseits frei von der Hand geschnitten und mit Hilfe einfacher Methoden (nach Behandlung mit Jodjodkalium, Chloralhydrat, Kalilauge und Methylgrünessigsäure usw.) oder in Flemmingscher Lösung[1]) fixiert, mit Parakarmin durchgefärbt und nach Einbettung in Paraffin in Mikrotomserien zerlegt. Es wurden von mehr als 400 Wurzeln Serien hergestellt und ich bin gerne bereit, den Interessenten Präparate zur Ansicht zu übersenden.

Echte Regenerationen, bei welchen ein vom Individuum abgetrennter Teil direkt in seiner ursprünglichen Form und mit seinen ursprünglichen physiologischen Eigenschaften neu gebildet wird, kommen bei den Pflanzen in beschränktem Maße vor. Dagegen sind dieselben im Tierreiche sehr verbreitet und an ver-

[1]) Diese hatte nachfolgende Zusammensetzung, welche sich besonders zur Untersuchung der Statocyten und der in denselben auftretenden Plasmaansammlungen gut bewährt hat: 1,5 g Chromsäure, 4 ccm 1% Osmiumsäure, 0,5 ccm Essigsäure, 100 ccm H_2O

schiedenen Organen auszulösen. Den Grund dieser Erscheinung kennen wir nicht, es scheint, daß er in der eigenartigen Wachstumsweise des Pflanzenkörpers besteht, dessen einzelne Teile ziemlich früh in einen Dauerzustand übertreten, in welchem sie aus Elementen bestehen, von denen die Mehrzahl weder embryonal ist, noch fähig ist, embryonal zu werden und den abgetrennten Teil an der ganzen Wundfläche und in der ursprünglichen Beschaffenheit neu zu bilden. So lange sich die Pflanzenteile im embryonalen Stadium befinden, oder noch zahlreiche Zellen enthalten, die embryonal sind und andere Zellen in diesen Zustand zu überführen vermögen, sind sie auch meist einer echten Regeneration — die von Küster (I, p. 9) als Restitution bezeichnet wird — fähig. Es wird sich wahrscheinlich herausstellen, daß auch bei den Pflanzen eine Restitution recht verbreitet ist, wenn man es versuchen wird, dieselbe an gehörig jungen Organen auszulösen. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht schon der Umstand, daß bei Wurzeln die Restitution eigentlich nur auf Zonen beschränkt ist, wo an der ganzen Wundfläche, ausgenommen vielleicht nur die Epidermis und die äußersten Rindenschichten, die Zellen meristematisch sind. Sobald sich die Zellen der äußeren Rindenschichten, sowie der zentralen Plerom-reihen dem Dauerzustand nähern, beteiligen sich an der Regeneration bloß die noch meristematischen, dem Perikambium anliegenden Zellschichten. Und bei *Vicia faba* bleibt dann der übrige ziemlich große Teil der Wundfläche vom Regenerationsvorgange ganz ausgeschlossen, so daß es sich in diesen Fällen eigentlich um keine vollkommene Restitution mehr handelt. Allerdings sind die beiden extremen Fälle durch alle Übergänge verbunden.

Pfeffer (I, Bd. II, p. 208) hat auf die verschiedenartigen Korrelationen und Beziehungen hingewiesen, die im Pflanzenkörper zwischen einzelnen Organen bestehen und welche bei äußeren Eingriffen sich in der Weise geltend machen können, daß durch dieselben echte Regenerationen leicht dort unterdrückt werden können, wo sie unter veränderten Bedingungen vor sich gehen könnten. Es ist besonders hervorzuheben, daß Pflanzen Vegetationspunkte besitzen, an welchen neue Organe gebildet werden, oder spezielle Gewebe, die dauernd oder sehr lange einen embryonalen Charakter bewahren und durch deren Tätigkeit korrelativ Regenerationen unterdrückt werden könnten. Ihre Tätigkeit könnte eben durch die Entfernung irgend eines Organes oder überhaupt durch irgend einen störenden äußeren Eingriff gesteigert oder ausgelöst werden.

Obzwar bisher keine solche gegenseitige Beeinflussung in Bezug auf die echte Regeneration sicher bekannt ist, so ist sie doch denkbar und man muß mit ihr rechnen. Sie ist jedoch in Bezug auf das Austreiben der Knospen wohl bekannt, denn dies hängt in sehr ausgedehntem Maße — neben anderen Faktoren — von korrelativen Beziehungen ab.

Die meisten bisher bekannten Fälle der echten Regeneration beziehen sich auf embryonale Teile des Pflanzenkörpers. So die Restitution der Wurzelspitze, die von Peters (I) festgestellten Seitenregenerationen an den Stammscheiteln, besonders von *Helianthus,* weiter die Seitenregeneration an gespaltenen Blättern von *Polypodium Heracleum* (Goebel I). Die Farnprothallien können nach Goebel (II, p. 37) ebenfalls regenerieren, nach Correns (I, p. 57, 236) auch die Brutkörperchen von *Drepanophyllum* und *Eriopus.* Ob die von Hildebrand (I) und Winkler (II) an den Primärblättern von *Cyclamen*, von Pischinger an *Streptocarpus* und *Monophyllaea* beobachteten Ersetzungen der Laubspreite echte Regenerationen vorstellen, ist fraglich, jedenfalls stehen sie der Restitution sehr nahe.

In allen diesen Fällen gibt es eine ganze Reihe von Fragen, die näher zu untersuchen wären. Sie betreffen zunächst die Art der Auslösung der Regeneration, weiter die Art der Neubildung und Differenzierung des Regenerats, schließlich die Frage nach den Faktoren, welche den Regenerationsvorgang beherrschen und bedingen, daß der verlorene Teil in seiner ursprünglichen Beschaffenheit neu gebildet wird, daß der ganze Vorgang meist so einheitlich und, bildlich gesagt, zielstrebig verläuft.

Was die Frage nach den Faktoren, durch welche die Regeneration ausgelöst wird, betrifft, so muß hervorgehoben werden, daß die Regeneration nicht immer durch dieselben Faktoren ausgelöst werden muß. Die Versuche, welche von Wakker (I) und Goebel (I) an *Bryophyllum* angestellt wurden, lehren, daß durch recht verschiedene äußere Faktoren dieselben Vorgänge zustande gebracht werden können. Allerdings können diese verschiedenen äußeren Faktoren schließlich dieselben inneren Bedingungen herbeiführen, durch welche die eigentlichen Bildungsprozesse ausgelöst werden (vgl. Klebs I, p. 101).

Ich habe mir es zur ersten Aufgabe gestellt, zu untersuchen, welche Faktoren bei den Wurzeln die Regeneration auszulösen im-

stande sind. Zunächst war zu fragen, ob, wie das Driesch (I, II) annimmt, in dem Nichtvorhandensein der Spitze der auslösende Faktor besteht. Und wenn das richtig ist, wie kann die Pflanze dieses Nichtvorhandensein perzipieren? Wird dasselbe vielleicht als Formstörung perzipiert? Diese Verhältnisse ließen sich, wie ich meine, passender als Korrelationen zwischen einzelnen Teilen des Wurzelmeristems bezeichnen. Man kann dann fragen, ob zur Auslösung der Regeneration die vollständige Entfernung der Spitze nötig ist, oder ob vielmehr, ähnlich wie das bei verschiedenen Tieren beobachtet wurde, in bestimmter Art ausgeführte Verwundungen, welche keine vollständige Entfernung der Spitze zur Folge haben, ebenfalls Neubildungen auslösen können. Weiter, ob es vielleicht irgend ein Gewebe gibt, dem bei der Auslösung eine hervorragende und spezifische Bedeutung zukäme, welche Bedeutung dem Wundreiz und welche der Anhäufung der Nährstoffe zukommt.

Als Charakteristikum der Restitution wird angeführt, daß die Wundfläche in ihrer ganzen Ausdehnung an der Regeneration sich beteiligt (Küster I, p. 9). Doch hat schon Driesch (I, p. 61) betont, daß auch Regenerationsvorgänge bekannt sind, die gar nicht von der Wundfläche ausgehen. Er meint daher, daß das Geschehen der Regeneration von einer Wundfläche aus unwesentlich sei. Es schien mir wichtig zu sein, zu prüfen, ob sich auch eine Neubildung der Spitze in ihrer Lokalisierung von der Wundfläche unabhängig machen ließe, so daß sie nicht an der Wundfläche vor sich gehen müßte. Wir werden sehen, daß dies tatsächlich wohl möglich ist. Ich halte dennoch dafür, daß es sich hier um eine Restitution handelt. Allerdings wird man dann nicht mehr daran festhalten können, daß das Charakteristikum der Restitution in der Teilnahme der ganzen Wundfläche an dem Regenerationsvorgang besteht.

Ich wollte im weiteren feststellen, ob und wie sich mehrere Regenerationen, die an einer Wurzelspitze vor sich gehen, beeinflussen. Eine derartige gegenseitige Beeinflussung ist z. B. für das Auswachsen der schon angelegten Vegetationspunkte wohl bekannt. Wenn sich an einer Wurzelspitze mehrere Regenerationen simultan auslösen lassen, so bietet sich hier eine gute Gelegenheit zur Untersuchung, ob sich eine solche Beeinflussung schon bei der Anlage neuer Vegetationspunkte bemerkbar macht. Es wurde auch die Frage verfolgt, wie sich schon angelegte Wurzelspitzen in ihrem Wachstum beeinflussen und welche Umstände die eventuelle Wachstumshemmung verursachen.

Die Art der Regeneration selbst, die dabei stattfindenden Zellteilungen und Gewebedifferenzierungen sind ziemlich monoton, aber da die Wurzeln zur Regeneration durch recht verschiedenartige Verwundungen veranlaßt wurden, so gingen die einzelnen Regenerationen mit bestimmten Abweichungen vor sich; dabei war es am merkwürdigsten, daß das Regenerat meist schließlich normal beschaffen war, einen radiären Bau und einen normalen Vegetationspunkt aufwies. Die Regeneration ging daher unter recht verschiedenartigen Bedingungen ziemlich einheitlich vor sich, was weitgehende innere Regulationen voraussetzt. Eine theoretische Analyse dieser Erscheinung nach Art der Driesch'schen Arbeiten habe ich hier nicht gegeben, sie schien mir in einigen Beziehungen noch vorzeitig zu sein. Denn ich habe auch unzweifelhafte Fälle gefunden, wo das Regenerat eine abnorme Beschaffenheit angenommen hat, wo es in dieser Form ziemlich lange gewachsen ist, ohne die Fähigkeit zu besitzen, durch Autoregulation die normale Beschaffenheit zu erreichen. Die inneren Regulationen erweisen sich daher als analog Mechanismen, welche nur unter ganz bestimmten Bedingungen normal fungieren. Eine mechanistische Erklärung der Regenerationsvorgänge erscheint mir daher nicht unmöglich zu sein. Aber die Frage, worin das Wesen der inneren Regulationen überhaupt besteht, hat eine fundamentale Bedeutung und wir dürfen sie nicht aus dem Auge lassen.

Der Vegetationspunkt einer Wurzel besteht aus meristematischen Zellen, welche äußerlich recht gleichartig beschaffen sind. Sind auch alle diese Zellen aequipotentiell, können sie unter willkürlich veränderten Bedingungen auch veränderten Geweben Ursprung geben? Es hat sich gezeigt, daß dem nicht so ist, daß sich hingegen schon am Vegetationspunkt eine gewisse Spezialisation der Zellen nachweisen läßt. Dies ist ja schon daraus ersichtlich, daß sich Milchröhren bei *Euphorbia* bis in die Initialengruppe am Wurzelvegetationspunkt verfolgen lassen. Natürlich gelten meine Ergebnisse bloß für die Arten, mit welchen ich gearbeitet habe und auch für die Bedingungen, unter welchen sich die Objekte befanden.

Einige Aufmerksamkeit wurde auch den äußeren Bedingungen der Regeneration geschenkt, doch waren dies und verschiedene andere im nachfolgenden behandelten Gegenstände mehr nebenbei gemachte Erfahrungen.

Hingegen habe ich nochmals, nach Prantl und Simon, den Versuch gemacht, die Farnwurzeln zur Regeneration zu bringen.

Es ist dies nicht gelungen. Aber es schien mir trotzdem von einigem Interesse zu sein, die Vorgänge zu verfolgen, welche sich in solchen dekapitierten Wurzeln abspielen. Es scheint mir, daß durch meine Ergebnisse die Terminalzelle in ein neues Licht gestellt wird, es kommt ihr eine viel größere Bedeutung zu, als das z. B. nach der bekannten Sachsschen Ausdrucksweise gemeint werden könnte.

Wenn hier auch die sog. Statocyten ziemlich eingehend behandelt werden, so geschieht das darum, weil in denselben tatsächlich ganz spezifische Differenziationen des Pflanzenkörpers vorliegen. Die Beweglichkeit ihrer Stärkekörner setzt ganz spezifische Eigenschaften des Protoplasma voraus, denn in verschiedenen callusartig hypertrophierten Zellen werden ebenfalls Stärkekörner gebildet, welche zuweilen noch größer sein können, als diejenigen, welche in den Statocyten vorhanden sind, und sie sind doch nicht unter dem Einfluß der Schwerkraft leicht beweglich. Daß sie dennoch spezifisch schwerer sind als das Plasma, beweist der Umstand, daß sie sich unter Einwirkung einer genügend starken Zentrifugalkraft zentrifugal bewegen. Es muß also das Plasma der Statocyten ein geringes spezifisches Gewicht haben, und es muß sehr dünnflüssig sein und sehr wenig Bestandteile von größerer Konsistenz enthalten. Kurz, es muß spezifische Eigenschaften besitzen, durch die es sich von den übrigen Zellen unterscheidet. Dafür spricht aber noch gewichtiger das Verhalten der Zellkerne in den Statocyten, über welches ebenfalls nähere Angaben erfolgen werden. Weiter ist nicht zu leugnen, daß die Plasmaansammlungen, welche ich in den Statocyten der Wurzelhauben entdeckt habe, ganz sicher eine besondere Reaktion vorstellen, die den betreffenden Zellen eigen ist, so daß man in mehrfacher Hinsicht berechtigt ist, denselben unsere Aufmerksamkeit zu schenken, auch wenn die Statocyten in keiner kausalen Beziehung zu dem Geotropismus ständen, was mir natürlich nicht wahrscheinlich zu sein scheint.

Die Fähigkeit der Wurzeln, ihre Spitzen neu zu bilden, ist wohl eine nützliche, vorteilhafte Eigenschaft. Dennoch kann man an Wurzelspitzen auch Regenerationsvorgänge auslösen, welche unzweifelhaft für die Wurzel keinen Vorteil haben, wo eine einfache Wundheilung viel vorteilhafter wäre. Ich meine, daß man auch diese nicht zweckmäßigen Vorgänge ins Auge fassen muß, wenn man die Bedeutung und den Ursprung der wirklich zweckmäßigen Eigenschaften diskutieren will. Daher wurde auch der

Besprechung der an den Wurzeln beobachteten Regenerationsvorgänge von diesem Standpunkte ein besonderes Kapitel gewidmet.

Ich bin keineswegs der Meinung, daß durch die vorliegende Arbeit das Studium der Regenerationsvorgänge an den Wurzeln erschöpft sei. Im Gegenteil sind mir auch beim Schluß der Arbeit immer neue Fragen aufgetaucht, die noch zu untersuchen wären. So besonders die Regeneration an atypischen Wurzeln, die z. B. keine Haube besitzen, oder bloß eine stärkefreie, oder welche eine sehr lange meristematische Zone besitzen, wie das bei einigen Wasserpflanzen der Fall ist. Diese Pflanzen (z. B. *Trianea*) besitzen auch sehr früh sich spezialisierende Initialen für Wurzelhaare, andere haben schon in der jüngsten meristematischen Zone Zellen, welche Kalkoxalat in sich ablagern; es wäre sicher wichtig, zu erfahren, wie sich solche spezialisierte Zellen bei der Regeneration verhalten.

Und am wenigsten ist das Studium der äußeren Bedingungen der Regeneration sowie der Einwirkung verschiedener Faktoren auf dieselbe als erschöpft zu betrachten. Es ist nicht undenkbar, daß diese Faktoren nicht nur die Intensität, die Dauer der Regeneration beeinflussen, sondern auch ihre Qualität, d. h. die Art, wie die neue Spitze zustande kommt. Durch die Einwirkung der äußeren Faktoren ließen sich weiter vielleicht noch besser die einzelnen Phasen des Regenerationsprozesses von einander trennen, man könnte dann viel besser seine Komponenten feststellen. Es wäre weiter möglich, daß sich durch lokale Einwirkung bestimmter äußerer Faktoren Regenerationsprozesse ohne Verwundung auslösen lassen könnten. Wenn z. B. Winkler (II) durch Eingipsen der Blattspreite des Primärblattes von *Cyclamen* die regenerative Bildung einer neuen Blattspreite herbeiführte, so wäre ein analoges Ergebnis bei den Wurzeln nicht undenkbar.[1]) Und so liegt hier noch ein weites Feld offen, an dem noch viel zu tun ist.

Versuchsanstellung. Die Keimwurzeln wurden in lockeren, feuchten Sägespänen gezogen. Auch nach der Operation verblieben sie in denselben, denn ich habe bemerkt, daß sich die Wurzeln in feuchter Luft nicht ganz normal befinden. Sie müssen da, auch wenn sie unter Glocken wachsen, deren Wände mit nassem Filtrierpapier beschlagen sind, von Zeit zu Zeit mit Wasser besprengt werden und

[1]) Das Eingipsen der äußersten Wurzelspitze an Keimwurzeln von *Vicia faba*, wobei der Gipsverband etwa 0,5—1 mm hinter das Transversalmeristem reichte, hatte in meinen Versuchen keine Regenerationsprozesse zur Folge.

es ließ sich feststellen, daß dabei die Wurzelspitzen von der Wundfläche aus leicht absterben. Außerdem wachsen und regenerieren sie dabei nicht so gut, wie in den Sägespänen. In diesen gehen auch die geotropischen Krümmungen viel besser vor sich, als in feuchter Luft.

Die Operationen wurden — wo nichts anderes angegeben ist — an ganz jungen, $^3/_4$—$1^1/_2$ cm langen Keimwurzeln vorgenommen. Einerseits regenerieren solche Wurzeln besser, als wenn sie älter und länger sind, andererseits sind kürzere Wurzeln viel geeigneter zu geotropischen Versuchen.

Einige Versuche wurden bei 13—16° C, die meisten bei 17 bis 20° C ausgeführt. Die niedrigere Temperatur hatte auf die Dauer der Regenerationsvorgänge zwar einen geringen, immer jedoch sicher feststellbaren verzögernden Einfluß.

Alle Versuche wurden mehrmals wiederholt. Jede Operation wurde mindestens an 50 gleich alten und ungefähr gleich langen Wurzeln ausgeführt. Wie sich herausstellen wird, sind die individuellen Variationen so groß, daß diese Zahl nicht zu hoch bemessen ist. Andererseits ist es leicht begreiflich, daß alle Operationen nicht ganz identisch ausgeführt werden können, auch diesen Fehler muß man durch Bearbeitung eines möglichst großen Materials zu beseitigen suchen.

II. Äußere Erscheinungen an den verwundeten Wurzeln.

Man kann schon durch äußere Untersuchung der verwundeten Wurzeln eine Reihe von Erscheinungen feststellen, welche durch die Verwundung hervorgerufen wurden. Die Callusbildung kann oft recht ansehnlich werden, ebenso ist die Vergrößerung und Verziehung der Wundflächen schon äußerlich gut wahrzunehmen. Auch ist die Bildung von neuen Wurzelspitzen sowie ihr weiteres Schicksal meist durch äußere Untersuchung der verwundeten Wurzeln festzustellen. Dagegen ist jene Art der Regeneration, welche wir als eine interkalare bezeichnen werden, bloß bei anatomischer Untersuchung zu erkennen. Auch könnte eine bloße äußerliche Untersuchung zu irrtümlichen Schlüssen bei neuen Wurzelspitzen führen, welche bald nach ihrer Bildung ihre Weiterentwicklung einstellen.

Denn dann gleichen dieselben äußerlich fast vollständig einfachen Callusbildungen, welche an älteren, nicht regenerationsfähigen Wurzelteilen durch Verwundung hervorgerufen werden. Auch da ist eine anatomische Untersuchung nötig. Die Tiefe der Einschnitte, welche für den Ausfall der Versuche sehr wichtig ist, kann meist ebenfalls nur auf Grund mikroskopisch-anatomischer Untersuchung bestimmt werden. In dieser Beziehung werde ich hier vorgreifend die Resultate der mikroskopischen Untersuchung mitteilen, um die verschiedenen äußeren Erscheinungen besser klassifizieren zu können. Natürlich sind auch die traumatropen, sowie die denselben entgegen arbeitenden autotropen, eventuell geotropischen Krümmungen der verwundeten Wurzeln gut schon äußerlich zu erkennen. Über alle diese äußerlich wahrnehmbare Erscheinungen soll in diesem Kapitel eine kurze Übersicht gegeben werden, welche als Einleitung zur eingehenden Besprechung der inneren Vorgänge, welche sich in den verwundeten Wurzeln abspielen, dienen kann. Auch die traumatropen Krümmungen sollen später speziell besprochen werden.

Bei den meisten Operationen, deren Folgen ich untersucht habe, wurden die Wurzeln einseitig verwundet, oder es war die Verwundung, wenn sie an zwei entgegengesetzten Seiten geschah, nicht an diesen beiden Seiten identisch. Die Folge davon waren zunächst traumatrope Krümmungen.

Am einfachsten lagen die Verhältnisse bei Wurzeln,[1]) welche durch einen einfachen Quereinschnitt verwundet wurden (Fig. 1 *a*). Schon 24 Stunden nach der Verwundung waren alle auf diese Weise verwundeten Wurzeln stark gekrümmt, wobei die Wunde an der konvexen Seite sich befand, und es war dies auch dann der Fall, wenn das ganze Plerom durchschnitten wurde, so daß die Spitze mit dem Wurzelkörper bloß durch einen Teil der Rinde verbunden war. Die Krümmung war natürlich am auffallendsten in dem Wurzelkörper oberhalb der Wunde, jedoch ließ sich eine schwache, aber gleich orientierte Krümmung auch an der unter der Wunde sich befindenden Wurzelspitze feststellen. Die Krümmung dieser Spitze ging schon nach weiteren 12 Stunden in eine entgegengesetzt gerichtete über, was eine geotropische Krümmung sein könnte, denn zur selben Zeit vermögen die Wurzeln schon ziemlich gut geotropisch zu reagieren. 48 Stunden nach der Ver-

[1]) Wo nicht anders bemerkt, beziehen sich die Angaben auf Wurzeln von *Vicia faba*.

wundung strecken sich die meisten Wurzeln gerade. Die Frage, ob dies durch den Autotropismus oder den Geotropismus verursacht wurde, ließ sich leicht entscheiden. Auch am Klinostaten erscheint jene Krümmung, obzwar sie nicht bei allen Wurzeln und nicht so stark auftritt. Es ist an ihr daher bei dauernd einseitiger Schwerkraftwirkung sowohl der Autotropismus als auch der Geotropismus beteiligt (Versuch 4).

Ebenso verhielten sich Wurzeln von *Cucurbita pepo*. Es erschienen an denselben 24 Stunden nach der Verwundung starke negativ traumatrope Krümmungen, welche nach weiteren 24 Stunden

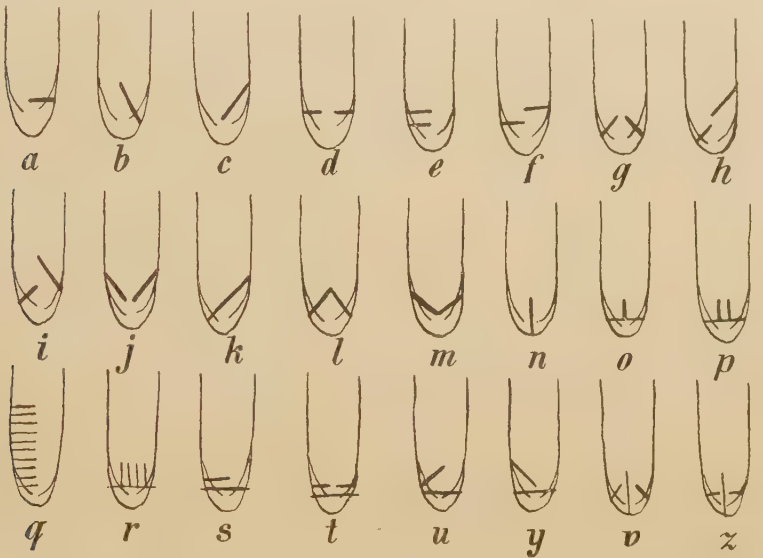


Fig. 1. — Schematische Darstellung der verschiedenen Verwundungsarten.

ausgeglichen waren. Anders verhielten sich Wurzeln, welche $1^1/_2$ bis 2 mm von der Spitze entfernt verwundet wurden. 48 Stunden nach der Verwundung war die Wunde 4—5 mm von der Spitze entfernt, an dieser Stelle war die Wurzel stark knieförmig gekrümmt, wobei sich die Wunde an der konkaven Seite der Krümmung befand. Die Spitze selbst war geotropisch nach unten gekrümmt. Diese Krümmung blieb auch nach weiteren 48 Stunden erhalten.

Ähnliche Versuche wurden mit Keimwurzeln von *Lupinus albus* angestellt. Sie wurden etwa 1,2—1,3 mm hinter der Spitze durch je einen seitlichen Quereinschnitt verwundet. Nach 24 Stunden waren alle negativ traumatropisch gekrümmt, obzwar die Krümmung

schwächer war als bei *Vicia faba*. 25 Stunden später war die Krümmung beträchtlich schwächer, sie wurde meist auch später nicht vollständig ausgeglichen. Wurde der Einschnitt dicht in der Nähe des Transversalmeristems geführt, so entfernte er sich von demselben noch drei Tage nach der Verwundung nicht merklich. Eine Zone von 3—4 mm oberhalb der Wunde war schwach negativ traumatropisch gekrümmt, dann folgte eine 3—4 cm lange gerade Zone, worauf zunächst eine geotropische Krümmung, die die Wurzel abwärts geführt hatte, und dann der Rest der ursprünglichen traumatropen Krümmung zu sehen waren. Die geotropische Gegenkrümmung fehlte vollständig, wenn der Einschnitt über die Mitte des Pleroms geführt wurde. Es kamen auch Fälle vor, daß sich die Wunde allmählich auf mehrere mm von der Spitze entfernt hatte. Das war dann der Fall, wenn der Quereinschnitt etwas weiter von der Spitze entfernt (1,5—1,8 mm) geführt wurde, was sich durch absichtlich in dieser Entfernung geführte Schnitte leicht beweisen ließ. Auch da trat am ersten Tage eine negativ traumatrope Krümmung ein, dieselbe ging dann jedoch in eine entgegengesetzte über. Die Spitze selbst krümmte sich geotropisch abwärts.

An Wurzeln, die durch einen seitlichen Quereinschnitt verwundet wurden, klaffen die beiden Wundflächen schon 24 Stunden nach der Verwundung von einander, nach weiteren 24 Stunden wird diese Klaffung noch beträchtlicher. Die beiden Wundflächen sind nicht mehr eben, vielmehr ist die untere (basiskope) konkav, weil das Plerom und die äußeren Rindenschichten etwas stärker gegen die Wunde wachsen, die obere (akroskope) Wundfläche ist konvex, was durch das stärkere Hervorwachsen der äußersten Plerom- und der innersten Periblemschichten verursacht wird.

Im weiteren Verlaufe müssen diese Fälle unterschieden werden:

1. Der Einschnitt ist dicht oberhalb des Transversalmeristems geschehen. a) Er reicht nicht tiefer als bis zur Mitte des Pleroms. b) Er reicht etwas über die Mitte des Pleroms. 2. Der Einschnitt ist in einer größeren Entfernung (0,8—1 mm oder mehr) von dem Transversalmeristem gemacht worden.

1a. Die Wunde wird immer klaffender, dabei verringert sich jedoch ihre Tiefe, ihre obere Fläche wird allmählich mehr und mehr in die Länge gezogen. Sie verläuft dann schief aufwärts an der Wurzel. Die untere Fläche wird schwach konvex und ist in Bezug auf die Wurzelachse ein wenig schief abwärts geneigt. Je

weiter die Wunde von der Spitze entfernt war, desto schneller wird die obere Wundfläche in die Länge verzogen. Die Spitze wird durch solche Wunden ziemlich schwach oder gar nicht zur Seite gekrümmt. Ein äußerlich bemerkbarer Callus oder ein anderes Gebilde entsteht an der Wurzel nach solcher Verwundung nicht. Es kann die Wunde vollständig geheilt werden. Die Stelle, wo der Einschnitt geschah, tritt in einigen Fällen, wo die Wundheilung nicht vollkommen war, als ein durch die untere Wundfläche gebildeter Zahn hervor; auch die obere Wundfläche wird zuweilen nicht durch Neubildung von Zellen völlig verdeckt.

1 b. Auch dann, wenn der Einschnitt tiefer als bis zur Mitte des Pleroms geführt wurde, klaffen die beiden Schnittflächen immer mehr von einander. Die untere Schnittfläche bleibt eben, oder sie krümmt sich konvex infolge des stärkeren Wachstums des Pleroms sowie der inneren Rindenschichten. Die ganze Spitze wird immer mehr zur Seite geschoben, sodaß sie schließlich zu einem seitlichen Anhängsel wird. Die obere (akroskope) Schnittfläche wird konvex, diese Konvexität wird während des dritten Tages nach der Verwundung immer stärker, am vierten Tage ist sie etwa paraboloid geformt, d. h. sie hat die Form einer Wurzelspitze angenommen, zu deren Seite sich die ursprüngliche Spitze als ein seitliches Anhängsel der Wurzelspitze befindet. Diese seitliche Verschiebung der ursprünglichen Wurzelspitze ist nicht durch das Heranwachsen der neuen Wurzelspitze direkt verursacht worden, vielmehr ist es durch ein bestimmt orientiertes Wachstum zustande gebracht worden, wie wir noch im weiteren sehen werden. Am vierten Tage nach der Verwundung ist an der oberen Wundfläche eine neue Wurzelspitze vollständig ausgebildet, dieselbe nimmt in den meisten Fällen die Stellung, Richtung und sonstige Beschaffenheit der ursprünglichen Wurzelspitze an. Die ursprüngliche Spitze kommt dann meist in eine immer größere Entfernung von der Spitze zu liegen. Ich fand dieselbe z. B. 7 Tage nach der Verwundung 3, 5, 12, 15, 41 mm von der Wurzelspitze entfernt (Fig. 2, *a*, *b*). Aber es gab auch Fälle, wo die alte Spitze sich direkt der neuen angefügt vorfand.

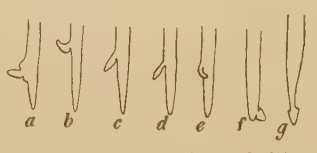


Fig. 2. — *Vicia faba*. Angeschnittene Wurzeln 7 (*a*, *b*), 5 (*c*—*e*) und 4 (*f*, *g*) Tage nach der Verwundung.

Daneben findet man Wurzeln, wo die alte Spitze neben der neuen eine Zeit lang wuchs, jedoch langsamer, und allmählich ihr Wachstum einstellte. Sie zeigt dann eine verschiedene Länge,

immer ist sie jedoch kürzer als die neue. So war in einem Versuche 7 Tage nach der Verwundung

die neue Spitze 25, die alte 6 mm lang,
„ „ „ 41, „ „ 9 „ „ ,
„ „ „ 18, „ „ 3 „ „ ,
„ „ „ 16, „ „ 5 „ „ usw.

Dann gab es auch Fälle, wo beide Wurzelspitzen gleich beschaffen waren und gleiche Wachstumsintensität aufwiesen. Die Wurzel sah dann wie gegabelt aus. In einem Versuche wiesen solche Wurzelspitzen 7 Tage nach der Verwundung nachfolgende Längen auf:

neue Spitze:	alte Spitze:
13 mm	12 mm
9 „	11 „
6 „	5 „
5,5 „	4 „

An einigen Wurzeln wurde die alte Spitze 7 Tage nach der Verwundung überhaupt nicht mehr gefunden. Offenbar wurde sie bei dem Wachstum in den Sägespänen abgestreift.

Nicht selten kommen Wurzeln vor, bei welchen sich an der oberen Wundfläche des Quereinschnittes eine neue Spitze ausbildet, aber sofort nach ihrer Bildung ihr Wachstum einstellt. Sie macht dann den Eindruck eines bloßen callusartigen Höckerchens, ist jedoch von diesen Gebilden dadurch zu unterscheiden, daß sie klein bleibt und die regelmäßige Form einer Wurzelspitze ziemlich gut behält.

2. Wird der Einschnitt in einer größeren Entfernung von dem Transversalmeristem geführt (1,3—1,5 mm oder mehr), so wird, mag der Einschnitt noch so tief sein, keine Regeneration ausgelöst. Dagegen tritt an der oberen Wundfläche ein callusartiges Gebilde auf, welches je nach der Tiefe des Einschnittes eine verschiedene Größe hat. Jedenfalls muß der Einschnitt bis ins Plerom reichen, wenn der Callus auftreten soll. Sonst wird die obere Wundfläche stark in die Länge verzogen, was übrigens auch dann der Fall ist, wenn der Einschnitt etwa bloß in ein Viertel des Pleroms reicht. Reicht er tiefer, so wird zunächst der oberhalb des Einschnittes befindliche Wurzelkörper stark und zuweilen unregelmäßig verdickt, auf der oberen Wundfläche wächst dann ein meist unregelmäßiges, aus callusartigen Zellen bestehendes Gebilde auf, das in allen Fällen ein begrenztes Wachstum hat und von unregelmäßiger Form ist.

Keine prinzipiellen Unterschiede von den eben besprochenen Wurzeln weisen jene auf, welche durch einen schräg von unten (Fig. 1 *b*) geführten Einschnitt verwundet wurden. Wird der Einschnitt nicht durch das ganze Plerom geführt, so erscheinen normale traumatrope Krümmungen, d. h. die Wurzel ist an jener Seite, von welcher der Einschnitt geführt wurde, konvex. Wird der Einschnitt durch das ganze Plerom bis in die Rinde der entgegengesetzten Seite geführt, so erscheint eine entgegengesetzte Krümmung, die intakte Seite der Wurzel ist konvex.

Im allgemeinen sind die traumatropen Krümmungen bei Wurzeln, die durch schräg von unten geführte Einschnitte verwundet wurden, schwächer als nach Quereinschnitten. Ja zuweilen erscheint die Mehrzahl der Wurzeln 24 Stunden nach der Verwundung oberhalb des Einschnittes gerade. Auch hier ist zu beobachten, daß die Krümmung nicht auf die ganze Streckungszone verbreitet ist, sondern auf den jüngsten Teil der Wurzel beschränkt bleibt.

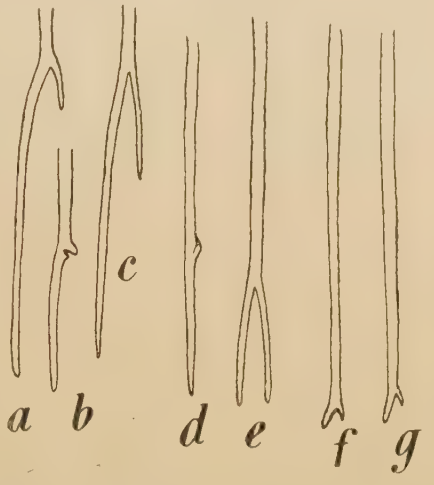


Fig. 3. — Angeschnittene Wurzeln 5 Tage nach der Verwundung (*a*, *c*—*g*) *Vicia faba*, (*b*) *Lupinus albus*.

Die beiden Wundflächen klaffen schon 24 Stunden, noch mehr 48 Stunden nach der Verwundung meist deutlich von einander. Die obere Wundfläche erscheint konvex, die untere eben. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung dieser Wurzeln können die beiden Wundflächen, besonders wenn der Seitenlappen kräftig zur neuen Spitze sich umbildet, sich wieder aneinanderpressen.

Was die weitere Entwicklung dieser Wurzeln betrifft, so kann man hier hauptsächlich zwei Fälle unterscheiden: a) wo der Einschnitt nicht bis zur Hälfte des Pleroms, b) wo derselbe bis zur Hälfte des Pleroms oder tiefer geführt wurde. In allen meinen Versuchen setzte der Einschnitt in der Höhe des Transversalmeristems oder noch ein wenig vor demselben ein.

a) Der Seitenlappen krümmt sich aufwärts, die untere Wundfläche wird beträchtlich in die Länge gezogen, sodann in ihrem

unteren Teile geheilt. Der Seitenlappen zeigt kein merkliches Wachstum.

b) Der Seitenlappen bildet sich zu einer neuen Wurzelspitze um. Diese kann dann eben solche Verhältnisse aufweisen, wie wir das bei genügend tief quer angeschnittenen Wurzeln gesehen haben. Dasselbe gilt von der alten Spitze. Wenn die alte Spitze ihr Wachstum einstellt, so wird sie gewöhnlich zur Seite oder aufwärts gekrümmt und erscheint als ein sehr dünnes Anhängsel (vgl. Versuch 4) dem Wurzelkörper seitlich anhängend (Fig. 3 *d*, 2 *c—e*). Aber sie kann auch neben der neuen Spitze wachsen, so daß sie dennoch nach einer Zeit ihr Wachstum entweder einstellt, oder sie wächst gleich stark wie die alte Spitze, so daß die Wurzel wie gegabelt aussieht (Fig. 3 *a, c—g*). Hier seien z. B. die verschiedenen Fälle, wie sie in einem Versuch beobachtet wurden, angeführt, und wie sie aus der angeführten Länge der alten und neuen Spitze zu ersehen sind.

Länge der alten Spitze,		der neuen Spitze:	
1	mm	21	mm
1,1	„	17	„
1,2	„	3	„
1,2	„	12	„
1,3	„	2,5	„
1,7	„	2,3	„
5	„	50	„
12	„	65	„
14	„	14	„
15	„	40	„
15	„	27	„

Bemerkenswert ist, daß an der oberen Wundfläche, wenn keine Regeneration ausgelöst wird, kein callusartiges Gebilde entsteht. Dies ist besonders bei *Lupinus albus* auffallend, wo nach Einschnitten schwieriger eine Neubildung der Spitze ausgelöst wird. Nach Quereinschnitten, die keine Regeneration hervorrufen, bildet sich oft, auch wenn dieselben dicht hinter dem Transversalmeristem geführt wurden, ein ziemlich großes callusartiges Gebilde (Fig. 3 *b*), wogegen ich an schräg von unten jedoch nicht tief genug angeschnittenen Wurzeln nichts derartiges feststellen konnte. Der Seitenlappen behielt da ungefähr seine ursprüngliche Form.

Je tiefer der schräge Einschnitt reicht, desto früher werden die Wachstumsvorgänge in der ursprünglichen Spitze eingestellt

und desto früher wird sie zur Seite gekrümmt. So standen dieselben in einem Versuche, wo der Einschnitt durch das ganze Plerom bis in die Rinde der entgegengesetzten Seite geführt wurde, schon 30 Stunden nach der Verwundung rechtwinkelig von dem Wurzelkörper ab, wogegen sie bei Wurzeln, welche bloß ein wenig über die Mitte des Pleroms angeschnitten wurden, noch in der Wurzelachse steht.

Andere Folgen haben schräg von oben geführte Einschnitte, (Fig. 1 *c*), welche etwa 1 mm hinter der Spitze einsetzten und schräg nach unten geführt wurden, sodaß sie dicht vor dem Transversalmeristem endigten. Auch hier ließen sich zwei Fälle unterscheiden, einer, wo der Einschnitt kaum zur Mitte des Pleroms geführt wurde, der andere, wo er tiefer, über die Mitte des Pleroms reichte.

a) Die Wurzel zeigt während der ersten 24 Stunden eine negativ traumatrope Krümmung, welche dann allmählich verschwindet. Der durch den Einschnitt gebildete Seitenlappen krümmt sich von der Wurzel, zuweilen sogar an seinem Ende nach unten (Fig. 4 *d*), wobei natürlich seine Wundfläche stark konvex wird. Die Wurzelspitze selbst bleibt gerade, die Wundfläche wird allmählich am Wurzelkörper in die Länge verzogen. So war sie in einem Versuche drei Tage nach der Verwundung 1—2 cm lang. Die Wunde wird nur in ihrem jüngsten Teile, wo auch das Plerom verwundet wurde, einigermaßen geheilt, jedoch nie vollkommen. Der Seitenlappen entfernt sich während des weiteren Wachstums der Wurzel sehr langsam von der Spitze und erleidet keine weitere Veränderung.

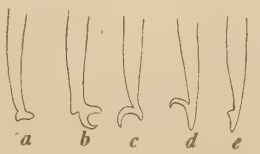


Fig. 4. — *Vicia faba*, schräg von oben angeschnittene Wurzeln 3—4 Tage nach der Verwundung.

b) Einige Wurzeln verhalten sich zunächst wie die vorigen. Aber man sieht im späteren Verlauf ihrer Entwicklung, daß die unter dem Ende des Einschnittes befindliche Wurzelspitze samt dem Wurzellappen zur Seite gekrümmt (Fig. 4 *c*) und weiter abgestreift wird. In der intakten Seite der Wurzel hat sich neben dem Ende des Einschnittes eine neue Spitze — gewissermaßen interkalar — gebildet, wie wir noch näher bei der Beschreibung der inneren Vorgänge, die sich in solchen Wurzeln abspielen, sehen werden. In anderen Fällen bildet sich an der oberen Wundfläche selbst, über dem Ende des Einschnittes ein Höckerchen, welches den Seitenlappen nach unten und dann samt der ursprünglichen

Spitze zur Seite krümmt und zur neuen Wurzelspitze wird, die dann kräftig weiter wächst (Fig. 4 *b*).

Zu diesen drei Verwundungsarten gesellt sich noch die vierte, welche mit den vorigen als Grundversuch anzusehen ist, und zwar die Längsspaltung (Fig. 1 *n*). Die Krümmungen, welche als Folgen von ziemlich tiefen (bis 1 cm langen) Längsspaltungen auftreten, haben schon Sachs (I) und Lopriore (I) beschrieben und ich habe zu ihren Angaben nichts wesentliches hinzuzufügen. Die Längseinschnitte, durch welche in meinen Versuchen die Wurzelspitzen verwundet wurden, waren höchstens 1,5 mm lang (wobei etwa 0,5 mm auf die Wurzelhaube entfallen). Schon zwei Tage nach der Verwundung waren die Wurzelhälften in ihren älteren Teilen von einander, an ihrer Spitze zu einander gekrümmt. Diese Krümmungen nahmen im weiteren häufig noch zu, es gesellten sich zu denselben auch Torsionen, wie sie von Lopriore (l. c.) beschrieben wurden. Die beiden Wurzelhälften erreichen an ihrer Spitze erst nach vier oder fünf Tagen einen kreisrunden Querschnitt.

Dabei wächst sehr oft eine Hälfte langsamer als die andere (obzwar natürlich auch ganz symmetrisch gegabelte Wurzeln vorkommen), sie kann mit der Zeit ihr Wachstum ganz einstellen. Man kann dieselbe zu einem neuen Wachstum anregen, wenn man die kräftigere Hälfte abschneidet, so daß keine Regeneration möglich ist, oder wenn man dieselbe eingipst.

Diese vier einfachen Verwundungsarten wurden dann verschiedenartig kombiniert. Zunächst wurden Wurzeln durch zwei in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten dicht hinter dem Transversalmeristem geführte Quereinschnitte verwundet (Fig. 1 *d*). Bei geringer Tiefe der beiden Einschnitte, wurden dieselben bloß geheilt, oder die Wunden werden in die Länge verzogen (Fig. 2 *g*), an den oberen Wundflächen entstanden, wenn die Einschnitte in größerer Entfernung vom Transversalmeristem geführt wurden, callusartige Bildungen. Die Wurzeln führten anfangs keine Krümmungen auf, später konnten solche, namentlich wenn eine Callusbildung ausgelöst wurde, erscheinen.

Wurden die beiden Einschnitte etwa bis zu einem Viertel des Pleromdurchmessers oder tiefer geführt, so wurde eine Regeneration ausgelöst. Es bildeten sich entweder an beiden Einschnitten neue Wurzelspitzen, welche in schräger Richtung vom Wurzelkörper wuchsen und die ursprüngliche Spitze entweder nach vorne oder hinten krümmten; oder, wenn die Einschnitte tiefer waren, begann

sich an den oberen Wundflächen eine Spitze zu bilden, es traten dann jedoch auch oberhalb des Gewebes, welches die alte Spitze mit dem Wurzelkörper verbindet, Regenerationsvorgänge auf, die wir als interkalare kennen lernen werden, und es bildete sich dann eine einheitliche Wurzelspitze aus. Die alte Spitze saß dann noch lange der Wurzelhaube der neuen Wurzelspitze auf. Ebenso wie die Bildung zweier gleich stark wachsenden Wurzelspitzen, war auch die Differenzierung einer einzigen einheitlichen neuen Spitze oberhalb der Quereinschnitte ziemlich selten zu beobachten. Häufiger bildete sich bloß an einem Einschnitte und zwar an dem tieferen oder dem Transversalmeristem näher gelegenen eine neue Spitze (Fig. 2 *f*), welche entweder weiter wuchs, wobei sich die ursprüngliche Spitze zur Seite krümmte und ihr Wachstum einstellte, oder diese beiden Spitzen wuchsen ziemlich gleich stark weiter; schließlich kam es auch vor, daß die neue Spitze bald nach ihrer Anlage ihr Weiterwachstum einstellte und zu einem callusartigen Höckerchen wurde, wogegen die ursprüngliche Spitze kräftig weiter wuchs. Nicht selten wurden die Quereinschnitte so geführt, daß ihr Ende nicht parallel, sondern konvergent verlief. Dann wurde die neue Spitze an der Seite, zu welcher die Endlinien der Quereinschnitte konvergierten, gebildet, und zwar nahmen da an ihrer Bildung die an dieser Seite gelegenen Partien der beiden oberen Wundflächen teil, außerdem aber auch die oberhalb des Verbindungsstückes an dieser Seite befindlichen meristematischen Gewebe. Durch die neue Spitze wurde an dieser Seite das die alte Spitze mit dem Wurzelkörper verbindende Gewebe zerrissen und die alte Spitze zur Seite gedrängt.

Wesentlich andere Erfolge haben zwei von entgegengesetzter Seite (Fig. 1 *f*) in ungleicher Höhe geführte Quereinschnitte. Sie wurden in einem Versuche so geführt: Der untere dicht hinter dem Transversalmeristem, der obere von entgegengesetzter Seite 0,4—0,5 mm höher. Die Wurzeln weisen entweder keine traumatrope Krümmungen auf, oder die unter dem oberen Einschnitte befindliche Partie ist so gekrümmt, daß sich der Einschnitt an der konvexen Seite befindet, oberhalb des oberen Einschnittes ist jedoch die Wurzel in einer entgegengesetzten Richtung gekrümmt, so daß im ganzen eine schwache S-förmige Krümmung resultiert.

Soll durch diese Verwundung ein Regenerationsvorgang ausgelöst werden, so müssen die Quereinschnitte oder einer von ihnen tiefer als zur Mitte des Pleroms geführt werden. Ist dies nicht der

Fall, so wird keine neue Spitze gebildet. Werden die Quereinschnitte bloß etwa in ein Drittel des Pleroms geführt, so werden die Wunden in die Länge verzogen und in ihrem unteren Teile wenigstens teilweise geheilt. Je länger die Wunde im meristematischen Teile der Wurzel verbleibt, desto besser wird sie geheilt. Ist der obere Einschnitt tiefer, wenn er z. B. etwa zur Mitte des Pleroms reicht, so wird an seiner oberen Wundfläche bloß ein unregelmäßiger Callus gebildet (Fig. 5 *a*).

Eine neue Spitze wird bloß am oberen Einschnitt gebildet, wenn der untere Einschnitt nicht über die Mitte des Pleroms geführt wurde, oder wenn der obere Einschnitt das ganze Plerom durchdrungen hat. Sie entsteht an beiden Einschnitten (Fig. 5 *b*), wenn beide lange meristematisch bleiben, d. h. wenn sie in der nächsten Nähe des Transversalmeristems geführt wurden, wobei beide über die Mitte des Pleroms reichen müssen; gewöhnlich stellt jedoch die am oberen Einschnitte entstandene Spitze frühzeitig ihr Weiterwachstum ein. Bloß am unteren Einschnitte entsteht eine neue Spitze, wenn dieser über die Mitte des Pleroms reicht, der obere jedoch nicht so tief oder in einer Zone geführt wurde, die sich am Übergang zwischen der meristematischen und der Streckungszone des Wurzelkörpers befindet, wo daher bloß eine partielle (nach Simons Bezeichnung) Regeneration möglich ist. Hierin kann man die Äußerung einer Polarität sehen, es ist jedoch auch möglich, daß die am unteren Einschnitt entstehende neue Wurzelspitze korrelativ den Regenerationsvorgang am oberen Einschnitt hemmt.

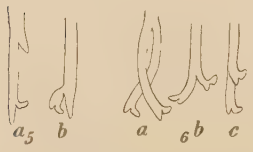


Fig. 5. — *Vicia faba.* Durch zwei Querschnitte angeschnittene Wurzeln 5 Tage nach der Verwundung.
Fig. 6. — Gespaltene und angeschnittene Wurzeln 3 Tage nach der Verwundung.

Recht verschiedenartig gestaltet sich das weitere Schicksal dieser Wurzelspitzen. Hat der obere Einschnitt fast das ganze Plerom durchdrungen, so wächst die an seiner oberen Wundfläche entstandene neue Spitze kräftig weiter (Fig. 5 *b*), die ursprüngliche Spitze krümmt sich samt dem Quereinschnitt zur Seite. Sonst wächst meist nur die am unteren Einschnitte entstandene Spitze kräftig weiter, wobei die ursprüngliche Spitze zu einem seitlichen Anhängsel wird. Selten wächst die am unteren Einschnitte entstandene Spitze gleich stark wie die ursprüngliche Wurzelspitze weiter.

Quereinschnitte wurden mit schräg von unten geführten Einschnitten nur in der Weise kombiniert, daß der Quereinschnitt

etwa 1,5 mm hinter dem Transversalmeristem etwa bis zur Mitte des Pleroms geführt wurde, so daß keine regenerative Neubildung durch denselben ausgelöst werden konnte. Der schräg von unten geführte Einschnitt setzte in der Höhe des Transversalmeristems ein und wurde ein wenig über die Mitte des Pleroms geführt. Bei dem Resultat derartiger Versuche kommt es viel darauf an, ob die beiden Einschnitte von derselben oder von entgegengesetzten Seiten geführt wurden. Im ersten Fall wird der Regenerationsvorgang im Seitenlappen sehr stark gehemmt, meist wird derselbe zu einer neuen Spitze umgebildet, die jedoch nicht weiter wächst, wogegen die ursprüngliche Spitze 4—5 Tage nach der Verwundung stark weiter wächst. Nur wenn der schräg von unten geführte Einschnitt das ganze Plerom durchdrungen hat, bildet sich aus dem Seitenlappen eine neue, die alte ersetzende Wurzelspitze, die auch dauernd weiter wächst. Im zweiten Fall, wo die Einschnitte von entgegengesetzten Seiten geführt wurden, wird aus dem Seitenlappen eine neue Spitze mit normaler Geschwindigkeit regeneriert, so daß dieselbe drei Tage nach der Verwundung fertig ist. Dieselbe ersetzt auch die ursprüngliche Spitze, welche, soweit ich untersucht habe, niemals weiter wuchs und zu einem Seitenanhängsel des Wurzelkörpers wurde.

In den nachfolgenden Versuchen wurden Längseinschnitte mit schräg oder quer geführten Einschnitten oder auch mit vollständigen Querschnitten, durch welche die Wurzel dekapitiert wurde, kombiniert. Die traumatropen Krümmungen, welche man an solchen Wurzeln wahrnimmt, sind zuweilen unregelmäßig, besonders da sich zu denselben häufig Torsionen gesellen.

Zunächst wurden Wurzelspitzen durch einen 1—1,5 mm langen Medianschnitt halbiert und hierauf durch einen dicht oberhalb des Transversalmeristems geführten Quereinschnitt, der für beide Hälften gemeinsam an einer durch den Längsschnitt verwundeten Flanke einsetzte, verwundet. Dieser Einschnitt reichte ein wenig über die Mitte des Pleroms. Die Wurzelhälften weisen zunächst die für die gespaltenen Wurzeln charakteristischen Krümmungen (Sachs), zu denen sich außerdem noch Torsionen gesellen, auf (Lopriore). Daneben zeigt jede Hälfte eine negativ traumatrope, durch den Einschnitt hervorgerufene Krümmung. An beiden Hälften geht zunächst die Seitenregeneration vor sich, außerdem wird noch durch den Einschnitt die Bildung einer neuen Spitze ausgelöst, welche natürlich an der oberen Wundfläche stattfindet. Nach drei Tagen erscheinen die Hälften der ursprünglichen Wurzelspitzen zur Seite

gekrümmt, und durch neue äußerlich als paraboloide Höckerchen auftretende Wurzelspitzen ersetzt (Fig. 6 *a*). Diese erscheinen auch an jenen Wurzelhälften, welche in ihrem Wachstum im Vergleiche mit ihrer Schwesterhälfte stark zurückgeblieben sind (Fig. 6 *b*, *c*), welche daher sicher früh ihr Wachstum einstellen würden. In einigen Fällen wachsen an einer Wurzelhälfte beide Spitzen weiter, sowohl die neue, als auch die alte. Diese Wurzelhälfte sieht daher wie gegabelt aus. Wenn an der zweiten Wurzelhälfte auch eine Wurzelspitze, entweder die neue oder die alte weiter wächst (beide Spitzen an beiden Wurzelhälften gleich stark wachsen habe ich nie gesehen, es wäre dies jedoch wohl möglich), so besitzt eine Wurzel drei orthotrope, positiv geotropisch wachsende Wurzelspitzen und eine ruhende, die sich jedoch durch Abschneiden der wachsenden Spitze der betreffenden Wurzelhälfte bis zu einer bestimmten Zeit ebenfalls zum Wachstum anregen läßt.

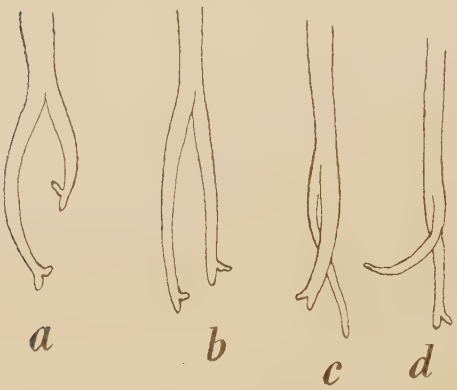


Fig. 7. — *Vicia faba.* Längsgespaltene und angeschnittene Wurzeln 3 Tage nach der Verwundung.

Meist wachsen von allen vier Wurzelspitzen bloß zwei weiter, und zwar an jeder Wurzelhälfte eine. Und auch von diesen kann eine allmählich im Wachstum zurückbleiben und dasselbe schließlich einstellen. Das wird dadurch bedingt, daß manche Wurzeln nicht genau median gespalten wurden, so daß eine Hälfte von Anfang an schwächer war.

Analoge Versuche (Fig. 1 *v*, *z*) wurden so ausgeführt, daß gespaltene Wurzeln von den intakten Flanken durch Einschnitte, die etwa bis zu einem Viertel des Pleroms reichten, verwundet wurden. Die Einschnitte wurden quer oder schräg von unten geführt. Die Wurzelhälften zeigten zunächst Auswärts-, dann jedoch starke Einwärtskrümmungen, die viel stärker als nach einer einfachen Spaltung der Wurzeln waren. Offenbar gesellte sich da zu der normalen Krümmung einer einfach gespaltenen Wurzel noch die traumatrope, durch die Einschnitte ausgelöste Krümmung. Auch bei diesen Wurzeln wurde durch die Einschnitte — besonders leicht durch die schräg von unten geführten — eine regenerative Bildung von

neuen Wurzelspitzen ausgelöst. Drei Tage nach der Verwundung sind dieselben schon ganz deutlich zu sehen (Fig. 7 *a*, *b*), die ursprünglichen Wurzelspitzen sind zur Seite gekrümmt. Hier kommen häufiger Fälle vor, wo an einer Wurzelhälfte dann zwei Wurzelspitzen mit gleicher Intensität weiter wachsen, aber auch hier traf ich keinen Fall, wo dies an beiden Wurzelhälften geschehen wäre.

Nichts Bemerkenswertes boten Versuche dar, in welchen dekapitierte Wurzeln durch einen Medianschnitt halbiert wurden (Fig. 1 *o*). Beide Hälften regenerierten, die neuen Wurzelspitzen konnten dann beide gleich intensiv weiter wachsen. Mochte der Längsschnitt nur 0,25—0,3 mm lang sein, so wurden dennoch zwei neue Wurzelspitzen gebildet, ein Verwachsen der beiden Wurzelhälften trat nie ein.

Hingegen trat eine große Mannigfaltigkeit in Versuchen auf, wo dekapitierte Wurzeln durch schräg oder quer geführte Einschnitte verwundet wurden. Der einfachste von diesen Versuchen war jener, wo die Wurzel durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem geführten Querschnitt dekapitiert und hierauf durch einen 0,25—0,3 mm höher geführten Quereinschnitt (Fig. 1 *s*) verwundet wurde. 24 Stunden nach der Verwundung sind die Wurzeln deutlich traumatropisch gekrümmt, der Einschnitt liegt auf der konvexen Seite der Krümmung. Was den oberen Einschnitt in Bezug auf die Regenerationsvorgänge betrifft, so können wir nur auf Versuche hinweisen, wo intakte Wurzeln quer angeschnitten wurden, da das hier Gesagte auch für dekapitierte Wurzeln gilt. Es wird daher auch bei diesen bloß dann eine neue Spitze an der oberen Wundfläche des Einschnittes gebildet, wenn dieser über die Mitte des Pleroms reicht. Dagegen hängt die eventuelle Regeneration an der Dekapitationswundfläche von der Tiefe des oberen Einschnittes deutlich ab. Eine neue Spitze wird nur dann an der Dekapitationswundfläche gebildet, wenn der obere Einschnitt nicht das ganze Plerom durchdrungen hat. Dabei nimmt nicht die ganze Querschnittfläche an der Regeneration teil, sondern bloß die an der intakten Seite befindliche Partie, daher die neue Spitze zur intakten Seite des Wurzelkörpers gewissermaßen verschoben erscheint. Diese neue Spitze kann nun entweder nach ihrer Anlage frühzeitig ihr Weiterwachstum einstellen, sie wird samt dem unterhalb des Einschnittes befindlichen Wurzelteile zur Seite gekrümmt, und die an der oberen Wundfläche des Einschnittes entstandene Spitze stellt sich in die Wurzelachse. Oder es können beide Wurzelspitzen

etwa gleich stark wachsen, die Wurzel erscheint dann wie gegabelt. Oder aber die an der oberen Wundfläche des Einschnittes angelegte Wurzelspitze stellt frühzeitig ihr Wachstum ein, die an der Dekapitationswundfläche entstandene wächst hingegen kräftig weiter. Es ist nur noch zu bemerken, daß das Weiterwachstum der neuen Wurzelspitzen von der Tiefe des Einschnittes abhängig ist. Je tiefer derselbe ist, desto kräftiger wächst die an seiner oberen Wundfläche entstandene Spitze, umgekehrt verhält es sich mit jener, welche an der Dekapitationswundfläche entsteht.

Im Grunde dieselben Verhältnisse weisen Wurzeln auf, die dekapitiert und durch einen schräg von unten, ein ganz wenig oberhalb des Querschnittes einsetzenden, bis zur Mitte des Pleroms oder noch tiefer geführten Einschnitt (Fig. 1 *n*) verwundet wurden. Auch da wird durch einen, das ganze Plerom durchdringenden Einschnitt die Regeneration an der Dekapitationswundfläche verhindert. Reicht der Einschnitt nicht so tief, so kann sowohl an jener Wundfläche eine neue Spitze gebildet werden, als auch eine andere sich aus dem V-förmigen Seitenlappen differenzieren. Diese oder jene Spitze kann früh ihr Wachstum einstellen, es können jedoch auch beide gleich stark weiter wachsen.

Schräg von oben geführte Einschnitte (Fig. 1 *y*), die etwa 0,7 mm oberhalb des Querschnittes beginnen, und wenigstens bis zur Mitte des Pleroms reichen, rufen immer nur die Bildung einer einzigen neuen Spitze hervor. Reicht der Einschnitt nur bis zur Mitte des Pleroms oder ein wenig tiefer, so wird an der Querschnittfläche eine neue Spitze gebildet, die ein wenig zu der nicht angeschnittenen Seite der Wurzel verschoben erscheint. Reicht er jedoch tiefer, sodaß etwa drei Viertel des Pleroms durchschnitten sind, so wird eine interkalare Regeneration ausgelöst, an welcher sich das Gewebe der intakten Seite neben dem Ende des Einschnittes, und höchstens ein kleiner, demselben anliegender Teil der oberen Wundfläche beteiligt. Der unter dem Einschnitte liegende Teil wird nach außen oder sogar nach unten gekrümmt.

Dekapitierte Wurzeln, welche durch zwei 0,25—0,3 mm höher von zwei entgegengesetzten Seiten geführte Einschnitte verwundet wurden, welche etwa in ein Viertel des Pleroms reichten (Fig. 1 *t*), wiesen dieselben Verhältnisse auf, wie Wurzeln, welche bloß durch die zwei Einschnitte verwundet wurden. An der Dekapitationswundfläche wurde eine Regeneration nur dann ausgelöst, wenn durch die oberen Einschnitte keine Neubildung der Spitze hervor-

gerufen wurde. Offenbar reichten dieselben in diesem Falle nicht genug tief. Wurde durch die Einschnitte die Bildung einer neuen Spitze ausgelöst, so trat an der Dekapitationswundfläche keine Regeneration auf.

Hier können auch Versuche angeführt werden, wo die Wurzel durch zwei schräg von unten an entgegengesetzten Seiten in der Höhe des Transversalmeristems einsetzende und bis zur Mitte des Pleroms geführte Einschnitte dekapitiert wurde (Fig. 1 *l*). Die beiden Einschnitte schlossen mit einander einen Winkel von etwa 90°—110°. Es wurden dadurch 2 Seitenlappen hergestellt, welche beide einer neuen Wurzelspitze Ursprung geben konnten, so daß die Wurzel 5—6 Tage nach der Verwundung wie gegabelt aussah. Häufig blieb jedoch eine Spitze im Wachstum zurück und die andere ersetzt die ursprügliche Wurzelspitze.

Ähnlich wie durch quer und schräg geführte Einschnitte, wurden Wurzeln auch durch Längseinschnitte verwundet. Zunächst wurden Wurzeln untersucht, wo der Längseinschnitt gleichmäßig bis etwa zur Mitte der Haube, des Transversalmeristems und des Wurzelmeristems bis in eine Entfernung von etwa 3—4 mm von der Spitze reichte. Nach drei Tagen erscheint an den Wurzeln eine klaffende Längsrinne (Fig. 8 *a*), die Wurzel selbst ist wie abgeplattet. Nach weiteren drei Tagen besitzen die meisten Wurzeln zwei Wurzelspitzen, die jedoch nur als zwei neben einander am Ende der Wurzel befindliche Höckerchen zu unterscheiden sind (Fig. 8 *b*). Andere Wurzeln erscheinen normal, sie sind mit einer einzigen Spitze versehen, die Rinne ist allmählich verschwunden. Weiter wurden Wurzeln durch zwei ähnliche, jedoch nicht so tief reichende Längseinschnitte von entgegengesetzten Seiten versehen. Auch da erschienen nach 6 oder 7 Tagen zahlreiche Wurzeln gegabelt, wobei jedoch die neuen Wurzeläste schon mehrere cm lang sein konnten. Zuweilen erschien ein Wurzelast kurz und offenbar nicht mehr wachsend. Oberhalb der Gabelung war die Wurzel häufig in verschiedenem Grade aufgetrieben.

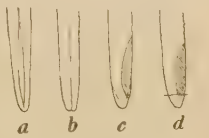


Fig. 8. — *Vicia faba*. (*c*, *d*) Schemat. Darstellung der Verwundung durch Längseinschnitte. (*a*) Längsgeschnittene Wurzel 48, (*b*) 72 Stunden nach der Verwundung.

Es wurden auch drei solche Einschnitte geführt und da erschienen nach 6—7 Tagen zahlreiche Wurzeln dreigeteilt. Es ist zu bemerken, daß die Einschnitte so geführt wurden, daß eben nur das Plerom angeschnitten wurde. In diesen Versuchen wurde

allerdings auch das Transversalmeristem angeschnitten, und man kann nicht entscheiden, ob die Zwei- oder Dreiteilung der Wurzel durch diesen Umstand oder vielmehr bloß durch die Verwundung des Pleroms verursacht wurde. Es wurden daher mit Hilfe eines passend gestalteten Messers Wurzelspitzen mit Längseinschnitten versehen, welche dicht hinter dem Transversalmeristem einsetzten und 2—5 mm lang waren (Fig. 8 *c*). Sie reichten bis ins Plerom, dasselbe war jedoch nicht ganz durchdrungen. Das Transversalmeristem war nicht verwundet. Die Wurzeln wiesen am zweiten Tage schwache traumatrope Krümmungen auf, am dritten Tage waren sie meist schon gerade. Die Wunde war stark klaffend, besonders in der Streckungszone. Nach fünf Tagen waren alle Wurzeln mit einer normalen Spitze versehen, eine Gabelung trat nie auf. Sie besaßen eine Rinne, welche in verschiedene Entfernung vom Transversalmeristem, zuweilen sogar bis dicht zu demselben reichte. Schießlich wurden Wurzeln dekapitiert und durch einen 2—3 mm langen Längseinschnitt, welcher direkt an der Dekapitationsfläche begann, verwundet (Fig. 8 *d*). Die Wurzeln wiesen starke traumatrope Krümmungen auf, wobei sich die zu einer Rinne erweiterte Längswunde an der konvexen Seite befand. In diesem Falle wurde entweder eine einzige neue rinnenförmige Spitze gebildet, an welcher die Rinne allmählich seichter wurde, wobei die Wurzel eine Abflachung zeigte. Zuweilen war jedoch auch eine Gabelung zu beobachten, es gab zwei neue Wurzelspitzen, die allerdings bloß in der Form von zwei unscheinbaren Höckerchen entwickelt waren.

Dadurch wären kurz die äußeren Folgen der wichtigsten Verwundungsarten geschildert. Es wurden z. B. durch verschiedene Einschnitte, durch welche die Wurzeln der Spitze nicht beraubt wurden, regenerative Neubildungen von Wurzelspitzen ausgelöst, wobei die neuen Spitzen entweder weiter wuchsen oder früh ihr Wachstum einstellten. Zur näheren Kenntnis der Bedingungen, durch welche regenerative Prozesse ausgelöst und ermöglicht werden, ebenso wie der Art, wie sich die neuen Wurzelspitzen differenzieren, ist es unumständlich nötig, die regenerierenden Wurzeln auch anatomisch zu untersuchen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen im Kapitel behandelt werden, welches der Besprechung der inneren Vorgänge in den regenerierenden Wurzeln gewidmet ist.

III. Der Regenerationsvorgang an dekapitierten Wurzeln.

Eine eingehende und zutreffende Schilderung der inneren Vorgänge, die sich an quer dekapitierten Wurzeln während der Bildung einer neuen Spitze abspielen, gibt schon Prantl (I) in seiner klassischen Arbeit über die Regeneration der Wurzelspitze. Mit Hilfe neuerer Methoden hat diesen Vorgang in jüngster Zeit Simon (I) untersucht und Prantls Angaben teils ergänzt und erweitert, teils berichtigt. Außerdem hat er durch Anstellung zielbewußter Versuche wichtige neue Tatsachen entdeckt, welche besonders die Bedeutung bestimmter Gewebe für den Regenerationsvorgang betreffen.

Es seien daher als Einleitung zu unseren eigenen Untersuchungen die Resultate, zu welchen Simon angelangt ist, hier kurz angeführt. Der genannte Autor untersuchte in erster Reihe die Regeneration der Keimwurzeln von *Zea Mais*. Die Wurzeln, welchen die Spitzen bis zu ungefähr $^3/_4$ mm von der Spitze der Haube abgetragen wurden, zeigen eine Regeneration, welche von Simon als direkte bezeichnet wird (l. c. p. 11). Bei derselben wird die neue Wurzelspitze direkt aus den Geweben des Pleroms, ohne dazwischentretende Callusbildung[1]) gebildet. Die Art, wie das geschieht, ist ziemlich einfach. Im Laufe des ersten Tages spielen sich in der Wurzel innere, vorbereitende Vorgänge ab, welche im stehengebliebenen Wurzelstumpfe keine nennenswerte Veränderung hervorrufen. Am zweiten Tage wölbt sich die Wundfläche durch eine stärkere Streckung des Zentralzylinders gegenüber der Rinde hervor. Dadurch werden die Querwände der Rindenreihen meist schräg gezogen. In derartig gezerrten Zellen treten dann in der nächsten Nähe der Wundfläche Längswände senkrecht zur unteren Zellwand auf (sie sind daher zur Längsachse der Wurzel geneigt), und die so entstandenen Zellen bilden hauptsächlich die neue Epidermis. Alle außerhalb dieser Epidermis liegenden Zellen hypertrophieren und bilden eine Hülle, die von Simon als provisorische Haube bezeichnet wird (l. c. p. 107). In dieser wird früh Stärke abgelagert. Unterdessen treten auch im Perikambium Teilungen auf und zwar zunächst Längsteilungen. Hierauf erscheinen im Perikambium Bogenteilungen, welche aus einigen Zellen Sektoren

[1]) D. h. ohne eine Callushyperplasie (Küster, I, p. 153ff.), welche durch Zellteilungen, die durch die Verwundung ausgelöst wären, zustande gekommen wäre.

herausschneiden, deren Winkel nach innen zeigt. Zu Anfang des dritten Tages beginnen im Plerom etwa in gleicher Höhe wie die Bogenteilungen im Perikambium in einer Linie die Zellen sich reichlich zu teilen und bilden einen Zug meristematischer Zellen, der quer durch den Stumpf der dekapitierten Wurzel geht. Die neuen dabei entstehenden Wände haben dieselbe Richtung wie die Bogenteilungen, sie sind gegen die Mittelachse geneigt. Die Zellreihen erfahren dadurch eine bogige Anordnung und es differenzieren sich hierauf sehr schnell an der Stelle, wo etwa die Zellreihen konvergieren, die Initialen der verschiedenen Gewebearten. Am Ende des dritten Tages ist die Neubildung der Wurzelspitze vollendet, auch die provisorische Haube ist inzwischen abgeworfen und wird durch eine neue, welche durch die Tätigkeit eines Calyptrogens entsteht, ersetzt. Auch bei den Cucurbitaceen und Leguminosen (*Vicia faba, Pisum* usw.) wird die Differenzierung einer neuen Initialengruppe nach Simon durch die charakteristischen Teilungen im Perikambium eingeleitet. Die provisorische Haube wird hier nicht abgestoßen, sondern geht direkt in die neue über (l. c. p. 111).

Wenn man die Spitze an Wurzeln von *Zea* ungefähr $^3/_4$—1 mm weit abträgt, so erhält man eine andere Art der Regeneration, welche von Simon als partielle Regeneration bezeichnet wird (l. c. p. 113. Prantl I, p. 554, hat sie prokambial genannt). Es kommt auch bei dieser zur vollkommenen Restituierung der Spitze, aber nur unter Beteiligung des Perikambiums und der ihm anliegenden Periblem- und Pleromschichten. Auch dieser Vorgang beginnt im Laufe des zweiten Tages mit der Bildung einer neuen Epidermis. Da die ursprüngliche Epidermis und die äußeren Rindenreihen stark im Wachstum zurückbleiben, so müssen an der Bildung der äußeren Wände der neuen Epidermis nicht nur schräg verzogene Querwände, sondern auch Längswände der Rindenzellen teil nehmen, wodurch dieselbe ein treppenartiges Aussehen erhält. Fast gleichzeitig erscheinen im Perikambium und in den inneren Rindenzellen Längsteilungen, im Perikambium erscheinen wieder Bogenteilungen, von denen sich die Teilungen auch ins Plerom verbreiten. Die zentralen Zellreihen des Pleroms werden jedoch nicht zur Teilung angeregt, sie gehen in ein Dauergewebe über. Wachstums- und teilungsfähig erweisen sich nur die dem Perikambium anliegenden Zellschichten, hauptsächlich jene des Pleroms. Es entsteht daher an der Wundfläche ein Ringwall, welcher sich, da seine aktionsfähigsten Zellen

auf der Innenseite des Perikambiums liegen, nach innen verbreitet. Dadurch kann die axiale Lücke geschlossen werden, was meist schon am dritten Tage erreicht wird. Es verwächst hier also nachträglich ein callusartiger Ringwall und schließt eine durch Aussetzen der Teilungstätigkeit des mittleren Pleroms entstandene Lücke. Dieser Callus wird dann zu einem einheitlichen neuen Vegetationspunkt.

Wird der Querschnitt schon an der äußersten Grenze der regenerationsfähigen Zone geführt, so wird ebenfalls ein Ringwall gebildet, aber es ist an seiner Bildung nur ein ganz geringer Teil des Zentralzylinders beteiligt. Da kann es durch die verschieden starke Aktivität der am Ringwall beteiligten Zellen zum Auftreten von Zentren stärksten Wachstums kommen und es können mehrere, meist zwei getrennte Vegetationspunkte entstehen, die jedoch — allerdings nur im Anfangsstadium — wieder verschmelzen können. Doch können auch mehrere, wirklich getrennte neue Wurzelspitzen an der Wundfläche entstehen. Dies ist die Grenze der Regenerationsmöglichkeit. Wird der Schnitt noch weiter hinter der Spitze geführt, so tritt keine echte Regeneration mehr ein, sondern die Hauptwurzel wird durch Neubildung von Nebenwurzeln (Prantl I, p. 555) ersetzt. Zwar erscheint auch an der Wundfläche ein Ringwall, der durch das stärkere Wachstum der Rinde und des Perikambiums gegenüber dem Zentralzylinder entsteht, aber es handelt sich da um keine meristematische Neubildung. Die Nebenwurzeln können direkt an der Wundfläche und zwar simultan zu mehreren hervorbrechen.

Simon führt weiter auf Grund von experimentellen Untersuchungen aus, daß für die Regeneration von allen Geweben das Perikambium das notwendigste ist. Durch seine Gegenwart scheint die regeneratorische Tätigkeit ausgelöst zu werden. Wird es künstlich entfernt, so tritt nie eine Regeneration ein.

Der größte Teil meiner Versuche wurde an Keimwurzeln von *Vicia faba* ausgeführt. Simon gibt an, daß bei dieser Pflanze die Regeneration im ganzen ebenso verläuft, wie bei *Zea Mais*. Ich habe dennoch einige Unterschiede bemerken können, die hier nicht übergangen werden dürfen, daher ich hier kurz den Regenerationsvorgang, und zwar zunächst wie er an quer dekapitierten Wurzeln stattfindet, beschreiben will. Wir werden nämlich später sehen, daß der Vorgang an schräg dekapitierten Wurzeln in mancher Beziehung anders als an quer dekapitierten verläuft.

Jede Regeneration beginnt mit einer Hypertrophie der der Wundfläche anliegenden Zellen, welche gleichzeitig auch bedeutend plasmaarm werden und ihre Teilungsfähigkeit verlieren. Allmählich verbreitet sich diese Hypertrophie auch auf weitere Zellen, sodaß schließlich ein auffallender Gewebekomplex am Ende des Wurzelstumpfes entsteht, den ich der Kürze wegen als eine Callushypertrophie bezeichnen will (vgl. Küster I).[1]) Dieselbe entsteht auch bei Verwundungen, welche zu keiner Regeneration führen, allerdings ist sie dann nicht so umfangreich und weist auch nicht die weitere Differenzierung zur Wurzelhaube auf. Während der Bildung der Callushypertrophie treten in dem ganzen Wurzelkörper keine Zellteilungen auf, die spezifisch von solchen, wie sie auch in einer intakten Wurzelspitze hinter dem Transversalmeristem[2]) vorkommen, sich unterscheiden ließen. Es sind dies meist ganz regelmäßige Querteilungen (d. h. die neu auftretenden Scheidewände stehen senkrecht zur Längsachse). Es lassen sich daher alle Zellreihen ununterbrochen durch das ganze Meristem bis ans Ende der Callushypertrophie verfolgen.

Die callusartige Umwandlung der Zellen reicht nicht in allen Zellreihen gleich weit von der Wundfläche. Im ganzen reicht sie im Dermatogen sowie in den peripheren Rindenschichten am weitesten, am kürzesten ist sie in den Pleromreihen (Fig. 9, *C*). Die Wundfläche selbst kann noch 36 Stunden nach der Verwundung eben sein, später erscheinen jedoch im Längenwachstum einzelner Zellreihen beträchtliche Unterschiede, wodurch die Wundfläche

---

[1]) Küster (I, p. 91) definiert die Callushypertrophie durch folgende Worte: „Wenn nach Verwundung eines Organs seine lebenden Zellen sich vergrößern ohne sich zu teilen, so sprechen wir von Callushypertrophie". Er bemerkt gleich darauf, daß öfters nach Verwundung auf das Wachstum der Zellen noch Teilung folgt, so daß eine scharfe Abgrenzung zwischen Callushypertrophie und Callushyperplasie nicht möglich ist. Auch die an die Wundfläche angrenzenden meristematischen Zellen der Wurzelspitze stellen nicht sofort nach der Verwundung ihre Teilungstätigkeit ein, aber sie tun es sehr früh und nachdem ihr hypertrophisches Wachstum begonnen hat, welches mit einer bedeutenden relativen Abnahme des Protoplasmas in der Zelle verbunden ist, teilen sie sich meist nicht mehr. Man kann daher sehr gut die im Text beschriebenen Zellenkomplexe als Callushypertrophien bezeichnen.

[2]) Da die Haube vor dem Transversalmeristem liegt, so muß man das Wurzelmeristem und die Streckungszone als hinter dem Transversalmeristem (= Vegetationspunkt) liegend bezeichnen. Ich unterscheide hier das Transversalmeristem (allgemein den Vegetationspunkt) vom Wurzelmeristem, d. h. den übrigen dem Wurzelkörper angehörenden meristematischen Zellen.

eine andere Form annimmt. Wird der Querschnitt dicht hinter dem Transversalmeristem geführt, so erscheint sehr früh die Wundfläche hervorgewölbt, weil sich die zentralen Zellreihen viel beträchtlicher strecken, als die peripheren und diese Wachstumsdifferenz kann schon 36 Stunden nach der Dekapitation deutlich hervortreten. Die Zone, welche diese Verhältnisse aufweist, reicht bis etwa 0,5 mm hinter das Transversalmeristem. Dann kommt eine Zone, wo eine solche Wachstumsdifferenz erst später, etwa 48 Stunden nach der Verwundung auftritt. Dieselbe reicht höchstens in eine Entfernung von 0,8—1 mm vom Transversalmeristem. Hierauf folgt eine etwa bis 1,5 mm hinter das Transversalmeristem reichende Zone, wo überhaupt ein stärkeres Längenwachstum der zentralen Pleromreihen nicht zum Vorschein kommt, wo im Gegenteil die zentralen Zellreihen stark im Längenwachstum hinter jenen der peripheren Plerom- und der inneren Periblemreihen stark zurückbleiben.

Fig. 9.
Vicia faba.
Dekapitierte Wurzel 2 Tage nach der Verwundung.
C = Callushypertrophie.

In jenen Wurzeln, wo das stärkere Längenwachstum der zentralen Zellreihen deutlich zu Tage tritt, erscheinen zwei Tage nach der Verwundung zahlreiche Querwände im Periblem schräg verzogen. Dies ist auf den Umstand zurückzuführen, daß die Streckung der Längswände vom Plerom gegen die Peripherie der Wurzel abnimmt, d. h. die äußere tangentiale Längswand verlängert sich weniger als die innere. Deutlich ist das nur in den äußeren Zellschichten des Periblems zu beobachten. Noch immer lassen sich jedoch die Zellreihen ununterbrochen aus dem Wurzelmeristem bis ans Ende der Callushypertrophie verfolgen. In ihr ist schon zwei Tage nach der Verwundung Stärke abgelagert, im Periblem, besonders in seinen peripheren Zellschichten, beginnt sie sich scharf vom Wurzelmeristem abzugrenzen, wobei eben die schräg verzogenen Querwände diese Grenze bilden. Sie wird zunächst dadurch bemerkbar, daß oberhalb derselben plasmareiche, meristematische Zellen liegen, außerhalb derselben plasmaarme, callusartig hypertrophierte. Die an diese plasmaarmen Zellen angrenzenden Elemente stellen eine neue Epidermis vor, die hier also in ähnlicher Weise entsteht, wie bei *Zea Mais* nach Prantls und Simons Beobachtungen. In den inneren Periblemzellen, wo die Zellwände nicht schräg gezerrt sind, oder doch nur ganz unbedeutend, erscheinen die sog. Bogenteilungen, durch welche ungefähr ähnlich

orientierte Scheidewände entstehen, wie jene gezerrten sind. Daß in diesen Bogenteilungen nicht einfach schräg verzogene ursprüngliche Querwände vorliegen, beweist die Fig. 10, wo zu sehen ist, daß in den Reihen 3, 4 und 6 (d. h. in der dritten, vierten und sechsten Reihe vom Perikambium nach außen gezählt) die Scheidewände direkt in dieser Richtung angelegt werden. In der 7. und 8. Reihe gibt es keine Bogenteilungen, dagegen sind hier die alten Querwände schräg verzogen, denn die neu auftretenden Wände stehen senkrecht zur Längsachse der Wurzel (siehe die obere Zelle in der Reihe 7). Die stark gezeichneten schrägen Wände in den Zellreihen 7 und 8 geben die Grenze zwischen dem Meristem und der Callushypertrophie an, sie bedeuten also die äußere Kontur der neuen Epidermis. Diese Zellwände sind einfach schräg verzogen worden.

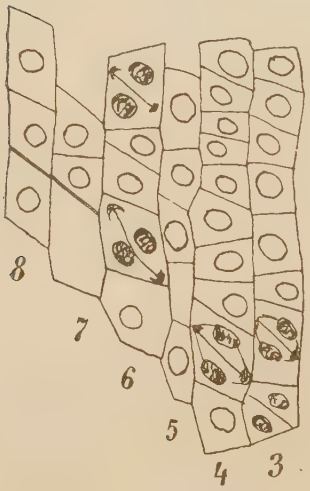


Fig. 10. — *Vicia faba.* Bogenteilungen in der Rinde einer angeschnittenen u. regenerierenden Wurzel 52 Stunden nach der Verwundung.

Im Perikambium habe ich nur selten Bogenteilungen beobachtet, meist traten sie in demselben nicht auf. Auch Längsteilungen gab es in den Perikambialzellen meist nicht. Auch im Plerom gibt es keine Bogenteilungen, vielmehr, ebenso wie auch meist im Perikambium, nur Querteilungen. Im Plerom tritt keine so scharfe Abgrenzung zwischen der Callushypertrophie und dem Wurzelmeristem auf.

Durch die Bogenteilungen wird die Differenzierung des neuen Vegetationspunktes, also des wesentlichsten Bestandteiles der neuen Spitze eingeleitet. Ehe wir diesem Vorgang nähertreten werden, soll kurz der Bau einer normalen Wurzelspitze von *Vicia* angedeutet werden. An der Grenze zwischen der Haube und dem Wurzelkörper gibt es eine Querzone von Initialen, die der Haube und dem Wurzelkörper gemeinsam sind und von welchen einerseits Zellreihen in die Haube, andererseits in das Plerom sich verfolgen lassen. Immer gibt es spezielle Initialen für das Plerom (Fig. 11, die Zellen mit einem Kreuzchen), andere für das Periblem. In sehr schwachen Wurzelspitzen kann es für das Periblem eine einzige Initiale geben (Fig. 11, die Zelle mit zwei Kreuzchen), welche natürlich auch den Anfang von wenigstens einer Zellreihe für die Columella der Wurzel-

haube bildet. Von dem Rande des Pleromzylinders schlägt sich die Initialengruppe nach außen um (Fig. 11, die Zellen mit drei Kreuzchen), um Zellen für die lateralen Teile der Wurzelhaube abzugeben (vgl. de Bary I, p. 14, Haberlandt I, p. 81). Es besteht also zwischen dem Plerom und Periblem, sowie zwischen der Columella der Wurzelhaube eine ununterbrochene Kontinuität.[1]) Das Periblem besitzt auch dann keine gemeinsamen Initialen mit dem Plerom, wenn die Wurzelspitze sehr dünn ist, wie das bei der Wurzel der Fall war, deren Vegetationspunkt in Fig. 11 dargestellt ist.

Dies erscheint auch bei der Bildung einer neuen Spitze. Das Transversalmeristem wird so gebildet, daß im Plerom an der Grenze zwischen der Haube und dem Wurzelkörper durch mehrmals wiederholte Querteilung niedrige Zellen entstehen, welche die Fähigkeit annehmen, sich andauernd teilen zu können. In den inneren Periblemschichten sind es ungefähr in gleicher Höhe liegende Zellen, in denen Bogenteilungen erschienen sind, welche die Fortsetzung des

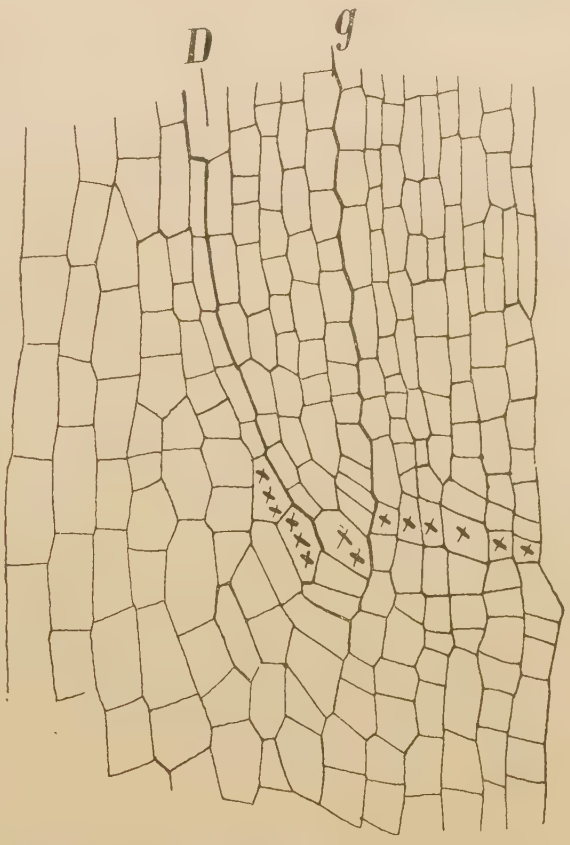


Fig. 11. — Hälfte eines Längsschnittes durch eine dünne Wurzel von *Vicia faba*. *D* = Dermatogen, *G* = Grenze zwischen dem Plerom und Periblem.

[1]) Da die Initialen ungefähr in einer quer an der Grenze zwischen dem Wurzelmeristem und der Wurzelhaube verlaufenden Ebene liegen, so bezeichnet man dieselben auch als Transversalmeristem. Ein ähnliches Transversalmeristem besitzen auch *Pisum*, *Lupinus* und *Cucurbita*.

Transversalmeristems in die Rinde vermitteln und ebenfalls zu Initialen und zwar für das Periblem eventuell das Dermatogen werden. Das geschieht so, daß sich diese Zellen parallel mit der Richtung der bei den Bogenteilungen entstandenen Zellwände zu strecken und senkrecht auf diese Richtung zu teilen beginnen. Dadurch entstehen Zellreihen, welche zu den Initialen des Pleroms konvergieren.

Die neu entstandene Spitze ist immer, wenigstens anfangs, dünner als die ursprüngliche war, auch das Transversalmeristem ist nicht so breit wie ursprünglich. Das rührt daher, weil an der Bildung der Periblеminitialen nur ziemlich wenige, höchstens vier innere Periblemschichten teilnehmen, weiter, weil im Plerom selbst Längsteilungen, welche sonst dicht hinter dem Transversalmeristem vor sich gehen, ausbleiben, wodurch das Plerom dünner wird, oder schließlich kann es auch sein, daß die äußeren Plerominitialen für das Periblem Zellreihen bilden, wodurch die Ausdehnung des für das Plerom arbeitenden Transversalmeristems noch verringert wird.

Im Plerom werden also auch während des Regenerationsvorganges die neu auftretenden Scheidewände ungefähr in derselben Richtung angelegt, wie in der intakten Spitze, bloß daß einige Längsteilungen ausbleiben. Im Periblem erscheinen jedoch Bogenteilungen, die in einer intakten Wurzelspitze nicht aufgetreten wären. Durch diese Scheidewände wird ein System von Zellwänden hergestellt, welche in der neuen Spitze bogenförmig verlaufen, an die Plerominitialen und die schräg verzogenen Zellwände, welche zu den äußeren Wänden der Epidermis werden, anschließen und so die Callushypertrophie vom Wurzelmeristem abgrenzen. Dieser Callus stellt nun eine neue Wurzelhaube vor, die wir analog jener, welche bei regenerierenden *Mais*-Wurzeln auftritt, als provisorische Wurzelhaube bezeichnen wollen.[1])

Es wurde schon erwähnt, daß in den Zellen des Wurzelmeristems, welche schräg verlaufende Querwände besitzen, sei es, daß deren Richtung durch Zerrung oder durch Bogenteilung entstanden ist, sobald die Initialengruppe (= Transversalmeristem) differenziert wird, eine neue Wachstumsrichtung in der Richtung zum Zentrum der neuen Spitze zum Vorschein kommt. Gleichzeitig

[1]) Simon betont richtig, daß diese Haube bei *Vicia* nicht abgestoßen wird, wie bei *Zea*. Da sie aber nicht durch die Tätigkeit eines Transversalmeristems entstanden ist, will ich sie dennoch als provisorische Wurzelhaube bezeichnen.

beginnen sich die Zellen durch senkrecht zu dieser Richtung stehende Scheidewände zu teilen. Diese Zellen haben gewissermaßen ihre Längsachse verändert und zwar so, daß dieselbe etwa um 45° von der ursprünglichen Längsachse abgewichen ist. Etwa 58 bis 60 Stunden nach der Verwundung erscheint die Anordnung der Zellen im Periblem der sich neu bildenden Spitze auf den ersten Blick unregelmäßig. Aber man wird sofort die Anordnung begreifen, wenn man sich vergegenwärtigt, daß die mit der äußeren Kontur der Epidermis parallel verlaufenden Zellwände (Fig. 12 *D*) ursprüngliche Querwände vorstellen, die kürzeren Zellwände, welche parallel zur Wurzelachse verlaufen, die ursprünglichen Längswände sind (in Fig. 12 fett gezeichnet) und die neu entstandenen Scheidewände senkrecht zur Richtung des jetzigen intensivsten Wachstums der ursprünglichen Zellen orientiert sind. Diese Zellreihen sind ziemlich kurz und bilden auch später keine kontinuierlich, auf so lange Strecken, wie in einer intakten Wurzelspitze, verlaufende Zellreihen. Diese entstehen erst durch die Tätigkeit des neuen Transversalmeristems und setzen an jene an.

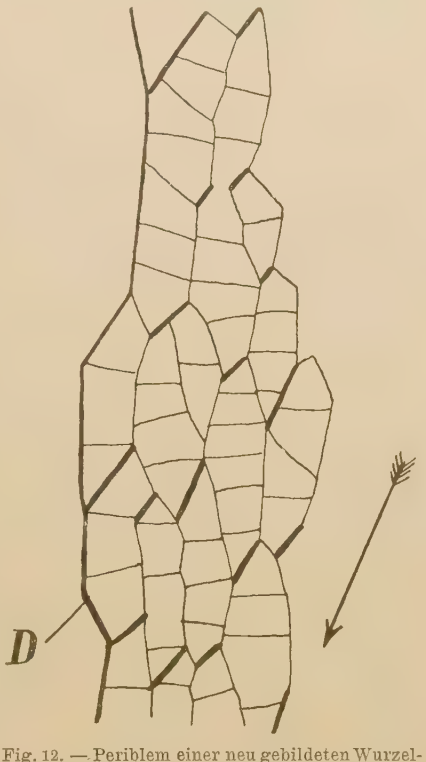


Fig. 12. — Periblem einer neu gebildeten Wurzelspitze von *Vicia faba*, 58 Stunden nach der Dekapitation. *D* = neue Epidermis.

In der provisorischen Haube wird, wie schon hervorgehoben wurde, schon früh (zuweilen zu Ende des 2. Tages) Stärke abgelagert, welche schon 48—60 Stunden nach der Verwundung als deutliche bewegliche (Statolithen-)Stärke auftritt. Auch die Kerne der solche Stärke enthaltenden Zellen werden leicht beweglich („positiv geotaktisch").

Je näher dem Transversalmeristem der Querschnitt, durch welchen die Wurzel dekapitiert wurde, geführt wird, desto breiteres Transversalmeristem wird angelegt, desto mehr Zellreihen beteiligen

sich an der Differenzierung der Initialen. Je mehr der Querschnitt von dem Transversalmeristem entfernt ist, desto mehr Zellreihen des Periblems bleiben in ihrem Längenwachstum hinter jenem der inneren Periblemschichten zurück, so daß sie an der Bildung der neuen Spitze nicht teilnehmen können. Es beschränkt sich also die Regenerationsfähigkeit immer mehr an das Plerom und die innersten Periblemschichten. Aber so weit die zentralen Pleromreihen in ihrem Längenwachstum wenigstens ein wenig dasjenige der inneren Periblemreihen übertreffen, oder wenigstens hinter diesen nicht zurückbleiben, treten alle Zellreihen des Pleroms und die inneren des Periblems direkt in die neue Spitze und es wird ein das Plerom quer durchziehendes Transversalmeristem gebildet. Dabei handelt es sich hauptsächlich darum, daß die zentralen Pleromreihen noch Zellen abzugeben vermögen, welche zu Initialen, d. h. zu andauernd teilungsfähigen Zellen werden können. An der äußersten Grenze, wo noch eine solche direkte Regeneration möglich ist, beteiligen sich so wenig Periblemschichten an dem Vorgange, daß Bogenteilungen auch im Perikambium erscheinen können. Außerdem kommen in demselben auch Längsteilungen, obzwar nicht regelmäßig, vor. Das Transversalmeristem erscheint häufig zunächst in den äußeren Pleromschichten, sodann in den zentralen Pleromreihen. 0,8—1 mm hinter dem Transversalmeristem beginnt eine Zone, wo keine direkte Regeneration mehr möglich ist. Sie beginnt eben da, wo die zentralen Pleromreihen in ihrem Längenwachstum hinter jenem der peripheren Plerom- und inneren Periblemschichten zurückbleiben. Auch zahlreiche äußere Rindenschichten bleiben in ihrem Wachstum stark zurück.

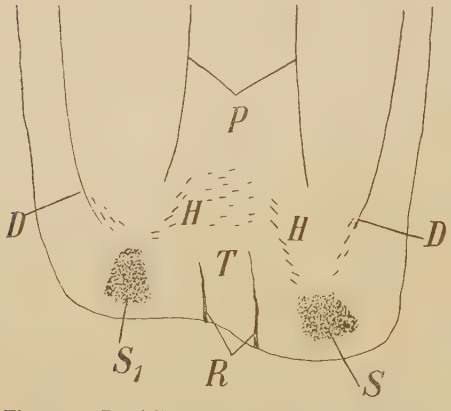


Fig. 13. — Partielle Regeneration bei einer 1 mm hinter dem Transversalmeristem verwundeten Wurzel von *Vicia faba*, 50 Stunden nach der Dekapitation.

Bei der in Fig. 13 dargestellten Wurzel, die 50 Stunden nach der Verwundung fixiert wurde (sie wuchs in einem Warmhause bei 22—26 ° C.), sieht man, daß die sich neu differenzierende Epidermis (*D*) stark nach innen zum Perikambium einbiegt. Die neue Epidermis

ist nach außen treppenartig begrenzt, da ihre äußeren Wände nicht nur durch schräg verzogene Querwände, sondern auch durch Längswände gebildet werden (vgl. Simon I). Alle außerhalb dieser neuen Epidermis befindlichen Zellen sind stark hypertrophiert und enthalten große Stärkekörner, die jedoch in ihrer Lagerung keine Spur einer Orientierung durch die Schwerkraft zeigen, obzwar sie bedeutend größer sind, als die leicht beweglichen Stärkekörner, welche dieselbe Wurzel in ihrem Statocytenkomplex besitzt. Die plasmareichen Zellen der inneren Periblem-, sowie die äußeren Pleromzellreihen reichen an dem Perikambium entlang beträchtlich weit in den callusartigen Endteil des Wurzelkörpers. Sie sind gegen das Zentrum des Pleroms noch nicht durch eine neue Epidermis abgegrenzt, doch ist hier die Lage der künftigen Epidermis durch zahlreiche schräg orientierte Querwände (Fig. 13) vorgezeigt. Diese Wände sind durch Bogenteilungen, d. h. durch Teilungen, wo schon die Teilungsfigur entsprechend schräg orientiert war, entstanden. Auch in den äußersten Zellen der meristematischen, plasmareichen Periblemreihen gibt es schräge Querwände, die jedoch meist durch ungleichmäßiges Wachstum der Längswände in diese Lage geraten sind. Die zentralen Pleromreihen bestehen aus plasmaarmen Zellen, deren Querwände senkrecht zur Längsachse des Wurzelkörpers stehen. Obzwar die Zellen dieser Reihen callusartig aussehen, enthalten sie doch nicht spärliche Teilungsfiguren, welche sogar in jener Partie vorkommen, wo die Zellreihen im Wachstum zurückbleiben (*T*).

Am Längsschnitt macht die Wurzel den Eindruck, wie wenn sie sich gabeln sollte. Denn die meristematischen Zellreihen konvergieren zu zwei Stellen, denen gegenüber je ein Statocytenkomplex (s, s_1) sich zu bilden beginnt. Zwischen diesen und den beiden Meristemgruppen kann man sicher die Differenzierung eines Transversalmeristems erwarten. Tatsächlich handelt es sich um einen meristematischen, regenerierenden Ring, der allerdings im callusartigen Endteile verborgen ist. Auch der Statocytenkomplex bildet nicht selten einen rings herum verlaufenden, geschlossenen Ring, der jedoch viel häufiger an einigen Stellen durch stärkefreie, hypertrophierte Zellenkomplexe unterbrochen erscheint.

Verfolgt man den Verlauf der beiden, am Medianschnitt sichtbaren Perikambialreihen (*P*), so sieht man deutlich, daß sie gegen das regenerierende Ende zu auseinander spreizen. Überhaupt zeigt der regenerierende Ring die Tendenz, sich nach außen zu erweitern,

d. h. er wächst stärker an seiner Innen- als an der Außenfläche. Die Folge davon ist, daß sehr häufig in dem passiven zentralen Gewebe Längsrisse entstehen, wie sie auch an Fig. 13 schon zu sehen sind (*R*).

Dieser meristematische Ring bildet niemals eine einheitliche Wurzelspitze. Sein Verwachsen ließ sich niemals feststellen, im Gegenteil, das Zerreißen des zentralen Pleromgewebes und das Auseinanderspreizen der regenerierenden Zellenkomplexe ist Regel. Hierin unterscheiden sich also meine Befunde an *Vicia* bedeutend von den Verhältnissen bei *Zea Mais,* wo in einer bestimmten Zone ebenfalls ein regenerierender Ring entsteht, der jedoch zu einer einheitlichen Spitze nachträglich verwachsen kann. Wie gesagt, kam das in meinen Versuchen nie vor.

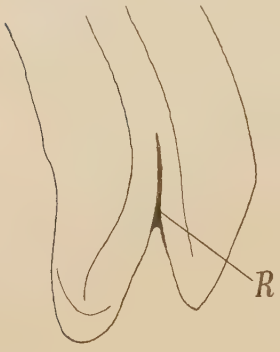


Fig. 14. — Partielle Regeneration bei einer 1,3 mm hinter dem Transversalmeristem verwundeten Wurzel von *Vicia faba*. *R* = Riß im Plerom.

Das weitere Schicksal des regenerierenden Ringes war, soweit ich feststellen konnte, das nachfolgende: Der Ring begann an einer Stelle oder an zwei (selten drei) Stellen stärker zu wachsen, die übrigen Stellen blieben im Wachstum zurück und es entstanden an der Wundfläche eine oder zwei neue Spitzen, die zwar ein wenig dünner waren als die ursprünglichen, aber von kreisförmigem Querschnitt und normal gebaut. Derartige neue Spitzen krümmten sich schon früh stark nach außen, wodurch im Plerom ein tiefer Riß entstand (Fig. 14, *R*). Das geschah auch dann, wenn die Wurzel anscheinend genau quer dekapitiert wurde. Eine absolute Genauigkeit ist natürlich nicht zu garantieren; wir werden sehen daß schräg geführte Schnitte die Wurzel sehr leicht zu einem Regenerationsvorgang zwingen, wo derselbe an einen Teil der Wundfläche beschränkt wird, und zwar an jenen, welcher die relativ jüngsten, dem Transversalmeristem ursprünglich am nächsten gelegenen Zellen enthält, also an die durch den schrägen Schnitt hergestellte äußerste Spitze des Wurzelstumpfes. Besonders leicht geschieht dies in der Zone, wo keine direkte Regeneration mehr stattfindet. Es ist also möglich, daß da, wo nur eine bevorzugte Stelle in dem regenerierenden meristematischen Ring zu einer neuen Wurzelspitze wird, der Schnitt ein wenig schräg geführt wurde, was den Ausschlag zu Gunsten der betreffenden Stelle gab.

Aber es wurde schon erwähnt, daß zuweilen auch zwei (oder drei) neue Wurzelspitzen durch Lokalisation des Regenerationsvorganges an zwei bestimmte Stellen des meristematischen Ringes entstehen. Da die neuen Spitzen nicht dicht neben einander stehen, so kann hier die schräge Führung des Schnittes kaum den Ausschlag gegeben haben. Vielleicht entscheidet hier zu Gunsten bestimmter Stellen eine reichlichere Ernährung oder eine unmerkbare Unregelmäßigkeit beim Abschneiden der Spitze. Ich konnte nicht feststellen, daß die neuen Spitzen immer genau gegenüber den Holzteilen des Zentralstranges gestanden hätten, obzwar in dieselben tatsächlich schon drei oder vier Tage nach der Verwundung ein Gefäßbündel führt, dessen Gefäßelemente schon verholzt sind (Fig. 15 *g*). Dieses Gefäßbündel könnte sich allerdings erst nachträglich gebildet haben. Die zwei Wurzelspitzen können schon am zweiten Tage nach der Verwundung deutlich als ansehnliche Höcker angelegt werden (Fig. 16), um am dritten Tage ihre definitive Ausgestaltung zu erreichen.

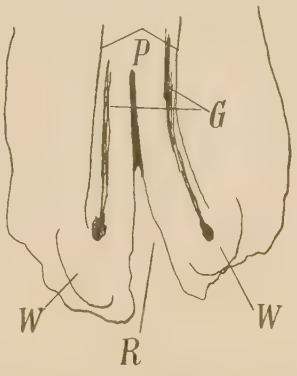


Fig. 15. — Längsschnitt durch eine vor 3 Tagen 1,5 mm hinter dem Transversalmeristem dekapitierte Wurzel von *Vicia faba*. *W* = Basis der zwei neuen Spitzen.

Fig. 16. — Längsschnitt durch eine partiell regenerierende Wurzel von *Vicia faba*, 50 Stunden nach der Dekapitation.

Verfolgen wir den Verlauf der Zellreihen im Wurzelkörper und in den neuen Spitzen, so sieht man, daß sich einige innere Periblemreihen direkt ohne Unterbrechung in die neuen Spitzen verfolgen lassen. Das gilt aber nur für die inneren Reihen. So traten in der in Fig. 16 dargestellten Wurzel in die neue Spitze aus dem Periblem, das aus ungefähr 16—17 Zellschichten besteht, neun Zellschichten, die übrigen reichen entweder gar nicht bis zu den neuen Spitzen, oder sie beteiligen sich nur an der Bildung des lateralen Teiles (*L*) der provisorischen Wurzelhaube. An dieser Figur ist auch zu sehen, daß die neuen Wurzelanlagen nur im Periblem eine neue Epidermis (*D*) differenziert haben, an

der inneren Seite beginnt sich erst das Plerom gegen die aus den ursprünglichen Pleromelementen entstandene Rinde abzugrenzen, die Epidermis ist noch nicht angelegt. Das Plerom der neuen Spitzen entsteht nur aus Pleromzellreihen des Wurzelkörpers, es wird eventuell durch Längsteilungen der Perikambialzellen an Zellreihen bereichert.

In keinem einzigen Fall konnte ich ein nachträgliches Verwachsen des Ringwalles, wie es Simon bei *Zea Mais* gefunden hat, beobachten. Auch eine nachträgliche Verwachsung von zwei Wurzelspitzen habe ich nicht gesehen. Wo es scheinen könnte, daß zwei Vegetationspunkte nachträglich verschmolzen, verwachsen sind, da handelt es sich eigentlich um ein Vereintwachstum vom Anfang dicht neben einander stehender und durch meristematische Zellen verbundener Anlagen.

Mit der weiteren Ausgestaltung der an dem Ringwall entstehenden Wurzelspitzen vergrößert sich auch der Riß im Plerom, wie das z. B. in Fig. 15 zu sehen ist. Da ist auch schon der Gefäßstrang, welcher in die zwei neuen Wurzelspitzen eintritt, entwickelt und verholzt (*G*). Von den neuen Spitzen ist nur ihre Basis durchschnitten (*W*).

Eine solche partielle Regeneration findet noch statt, wenn der Schnitt 1,3—1,5 mm hinter dem Transversalmeristem geführt wird. Wird der Schnitt in einer noch größeren Entfernung vom Transversalmeristem geführt, so werden im Perikambium selbst Seitenwurzeln angelegt, wie das auch Prantl und Simon angeben. Der Wurzelstumpf verdickt sich dann (auch bei einer partiellen Regeneration tritt oft eine beträchtliche Verdickung auf, sie ist desto stärker, je weiter der Schnitt hinter dem Transversalmeristem geführt wurde) stark, aber er regeneriert nicht.[1])

Wird die Wurzel durch einen Querschnitt dekapitiert, so bekommt man eine ringsum gleichmäßige Wundfläche, man könnte sie als eine radiäre bezeichnen, da sich an allen Radien Zellen

[1]) Zwischen der Bildung von mehreren Vegetationspunkten an dem Ringwall und der Anlage von Seitenwurzeln im Perikambium besteht ein scharfer Unterschied. Denn diese werden (van Tieghem, Douliot I) bloß im Perikambium angelegt, an der Anlage jener nehmen auch innere Periblem- und äußere Pleromreihen teil. Es schien mir, daß an Wurzeln, welche an der äußersten Grenze der Zone, welche noch partiell zu regenerieren vermag, entstehen, Übergänge zwischen beiden Arten der Wurzelanlagen vorkommen, doch habe ich die Sache nicht näher verfolgt.

von gleichem Entwicklungsstadium und von gleicher Potenz finden. Daher wird auch das Regenerat ringsum gleichmäßig gebildet,[1]) die Längsachse des Wurzelkörpers bleibt auch als Achse der neugebildeten Wurzelspitze bestehen. Ganz andere Bedingungen werden getroffen, wenn die Wurzel durch einen schräg geführten Schnitt dekapitiert wird. Dann grenzen an die Wundfläche Zellen von recht verschiedenem Alter und daher auch von recht verschiedener Regenerationsfähigkeit. Außerdem wird auch die Menge der in das Wurzelmeristem strömenden plastischen Stoffe wahrscheinlich nicht gleichmäßig an der Wundfläche verteilt sein, vielmehr werden sich dieselben in der äußersten Spitze anhäufen, denn wie wir in später zu beschreibenden Versuchen erfahren werden, können plastische Stoffe einer schiefen Schnittfläche entlang akropetal mit genügender Intensität strömen. Da sich nun in der durch den schräg geführten Schnitt gebildeten Spitze die relativ jüngsten und regenerationsfähigsten Zellen befinden, und da sich hier außerdem plastische Stoffe stark anhäufen, so ist schon a priori wahrscheinlich, daß die Regeneration nicht an der ganzen Wundfläche mit gleicher Intensität vor sich gehen wird. Das ist tatsächlich der Fall, an der Regeneration beteiligt sich nur etwa die untere Hälfte der Wundfläche, zuweilen noch weniger. Dabei ist noch nachfolgendes zu bemerken: Wenn der Dekapitationsschnitt dicht hinter dem Transversalmeristem geführt wird, und eine geringe Neigung zur Längsachse aufweist (wenn er mit derselben z. B. einen Winkel von 80 °—70 ° schließt), so wird noch immer an der ganzen Wundfläche gleichmäßig ringsum eine neue Wurzelspitze gebildet, es wird kein Teil der Wundfläche von dem Regenerationsvorgang ausgeschlossen. Das ist wohl so zu erklären, daß hier die Unterschiede in der Regenerationsfähigkeit der Zellen an verschiedenen Teilen der Wundfläche minimal sind. Steigt die Neigung der Wundfläche zur Längsachse der Wurzel etwa über 70 °, so erscheint die Regeneration schon ganz deutlich auf die dem Transversalmeristem näher gelegene Hälfte der Wundfläche beschränkt. Dieses Verhältnis tritt auch dann auf, wenn die ganze Wundfläche in der Zone der direkten Regeneration liegt. Wird jedoch der schräge Dekapitationsschnitt in einer größeren Entfernung vom Transversalmeristem geführt, so z. B., daß er 0,5 mm hinter demselben einsetzt, so genügt schon eine geringe Abweichung von der Querrichtung,

[1]) Streng genommen gilt das nur für die direkte Regeneration.

z. B. 15 ° bis 20 ° (wobei also der Schnitt mit der Längsachse des Wurzelkörpers einen Winkel von 75 ° bis 70 ° schließt), um einen asymmetrisch vor sich gehenden Regenerationsvorgang zu bedingen, an welchem eine Hälfte der Wundfläche nicht teil nimmt. Je weiter man sich also vom Transversalmeristem entfernt, desto leichter wird die minder regenerationsfähige (vom Transversalmeristem weiter entfernte) Hälfte der Wundfläche verhindert, an der Regeneration sich zu beteiligen. Ganz natürlich erscheint das in Fällen, wo der schräge Schnitt so geführt wird, daß sich eine Hälfte der Wundfläche schon in der überhaupt nicht regenerationsfähigen Zone befindet. Solche Fälle wurden in meinen Versuchen absichtlich vermieden. Setzte z. B. der Schnitt in der Höhe des Transversalmeristems ein, und endigte er 0,25 bis 0,35 mm hinter demselben, so befand sich die ganze Wundfläche noch in der Zone der direkten Regeneration und dennoch trat dieselbe bloß an der dem Transversalmeristem näher gelegenen Hälfte der Wundfläche auf.

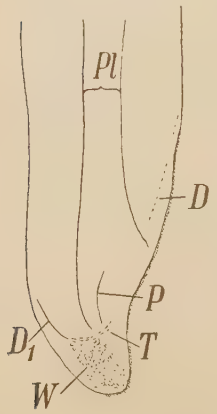


Fig. 17. — Längsschnitt durch eine schräg dekapitierte Wurzel von *Vicia faba*, 3 Tage nach der Dekapitation.

In den Versuchen, wo die Wurzeln fixiert und geschnitten werden sollten, wurde zunächst der Schnitt so geführt, daß er etwa in der Höhe des Transversalmeristems einsetzte und mit der Längsachse einen Winkel von etwa 45 ° schloß (Fig. 1 *k*). Nach drei Tagen erschien die Wundfläche beträchtlich in die Länge verzogen (Fig. 17), sodaß sie mit der Längsachse einen Winkel von ungefähr 15—20 ° schloß. An der oberen Hälfte der Wundfläche waren die Zellen hypertrophisch callusartig, plasmaarm, ohne Teilungen. Unter ihnen war im Periblem eine neue Epidermis differenziert, deren Richtung etwa die der in Fig. 17 eingezeichneten Linie *D* war. Das Plerom war im Bereiche der Wundfläche stark verdickt, was offenbar durch eine reichliche Längsteilung seiner Zellen zustande gekommen ist. Es sind in seinen Zellreihen zahlreiche zur Längsachse geneigte Querwände entstanden. Ihre Richtung ist wohl ursprünglich auf das ungleichmäßige Wachstum der Längswände, meistens jedoch auf die zur Wundfläche senkrechte Stellung der Teilungsfiguren zurückzuführen. Drei Tage nach der Verwundung gibt es in jenen Teilen des Pleroms, die an die Wundfläche angrenzen, keine so gestellte, sondern nur parallel mit

der Wundfläche orientierte Teilungsfiguren. An jenem Teile der Wundfläche, welcher durch das Plerom verläuft, ist noch keine Spur von einer neuen Epidermis zu sehen. Dagegen differenziert sich im Plerom gegen die Wundfläche eine neue Abgrenzung des Pleroms (Fig. 17, *P*). Die Pleromzellen ordnen sich allmählich in Längsreihen an, welche ebenfalls ungefähr parallel mit der Wundfläche verlaufen. Sie verlaufen alle zu dem neuen Transversalmeristem, das sich aus ungefähr den jüngsten meristematischen Pleromzellen, welche sich in der Nähe der Wundfläche befanden, entwickelt hat. Es liegt also beträchtlich zu der durch den schrägen Schnitt gebildeten Spitze verschoben, und an seiner Bildung ist nur ein kleiner Teil der Zellreihen des Pleroms beteiligt. Das Transversalmeristem greift aus dem Plerom auch noch ins Periblem, wo es an das in demselben differenzierte neue Dermatogen (Fig. 17, D_1) ansetzt. Durch das Transversalmeristem sowie das neue Dermatogen an der intakten Seite wird vom Wurzelmeristem die provisorische Haube abgegrenzt. Dieselbe besitzt einen mächtigen Statocytenkomplex (Fig. 17, *W*), in dem sich reichliche Statolithenstärke befindet. Der größte Teil der die Haube und den Statocytenkomplex bildenden Zellreihen stammt aus dem Periblem, man kann noch ganz deutlich verfolgen, wie aus demselben in die Haube ununterbrochen Zellreihen verlaufen. Doch stammen immer einige Zellreihen der Columella auch vom Plerom ab. Da die neue Spitze nur an einem beschränkten Teile der Wundfläche entsteht, so ist sie Anfangs dünner, als wenn sie an einer quer geführten Wundfläche entstanden wäre. Sie bleibt auch dauernd ein wenig dünner als die ursprüngliche Spitze war, da Längsteilungen, durch welche die Zahl der Zellreihen resp. der Zellschichten vermehrt werden könnte, in den Wurzelspitzen der Phanerogamen unverhältnismäßig spärlicher vorkommen als Querteilungen.

Es wurde schon betont, daß eine Beschränkung des Regenerationsvorganges an eine Hälfte der Wundfläche auch dann gelingt, wenn sich der ganze Dekapitationsschnitt in der Zone der direkten Regeneration befindet. Daß dem so ist, kann man sich nach der Art überzeugen, wie die neue Epidermis im Periblem an der nicht regenerierenden Hälfte der Wundfläche entsteht. Werden dabei die Außenwände der Epidermis durch schräg verzogene Querwände gebildet, so befindet sich die Wundfläche noch in der Zone der direkten Regeneration.

In älteren Teilen des Wurzelmeristems genügt, wie oben gesagt wurde, eine geringe Neigung der Wundfläche zur Längsachse der Wurzel, um die Regeneration auf die jüngere Hälfte derselben zu beschränken. Eine Wurzel, bei welcher diese Neigung ziemlich gering war, ist in Fig. 18 dargestellt. Das Meristem besteht aus längs verlaufenden Zellreihen, die in den callusartigen Endteil übergehen, welcher die provisorische Wurzelhaube vorstellt (*W*). Wie zu sehen, ist dieselbe an dem unteren Teile der Wundfläche viel mächtiger entwickelt. Sie ist noch nicht deutlich von dem Wurzelmeristem abgegrenzt, die Linie *D* gibt diese, allerdings noch undeutliche Grenze an. Um das Perikambium der regenerierenden Hälfte (*P*) herum gruppieren sich zahlreiche meristematische Zellreihen, welche offenbar der neuen Wurzelspitze Ursprung geben sollen. Interessant ist es, die Orientierung ihrer Querwände zu verfolgen. Dieselbe ist ebenfalls in die Fig. 18 eingezeichnet. In den peripher gelegenen Zellreihen sind sie schräg orientiert, in den zentralen quer. Im Perikambium gab es fast nur quer gerichtete Querwände. Die schräge Orientierung ist einerseits durch das ungleichmäßige Wachstum der Längswände der betreffenden Zellreihen entstanden, andererseits, was besonders für die inneren Periblemschichten und die meisten Pleromreihen gilt, direkt durch entsprechende Orientierung der Teilungsfiguren. Auf diese Weise entsteht eine Anordnung der Querwände, welche zusammen einen Bogen ergibt, welcher sich ungefähr an der Grenze zwischen der provisorischen Haube und dem Wurzelmeristem zieht. Das Transversalmeristem differenziert sich aus den zentral durch diesen Bogen verlaufenden Zellreihen, was hier Pleromreihen sind. Die für das Periblem bestimmten Initialen können jedoch an der einen Seite auch aus Periblemzellen entstehen, an der anderen entstehen sie ebenfalls aus Pleromzellen. Gleichzeitig mit ihrer Differenzierung erscheinen in den peripheren Reihen der neuen Wurzelspitze (also in ihren Periblemreihen) Querwände, die in Bezug auf die Längs-

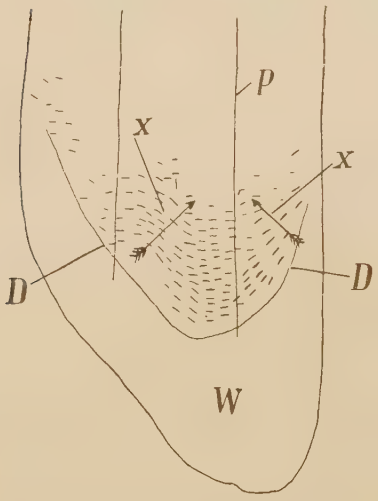


Fig. 18. — Längsschnitt durch eine schräg dekapitierte Wurzel von *Vicia faba*, 3 Tage nach der Dekapitation.

achse der Wurzel ebenfalls schräg orientiert sind (die Pfeile in Fig. 18 geben ihre Richtung an), jedoch zu den früher erschienenen schiefen Wänden senkrecht stehen. Dies sind Querwände, welche das Längenwachstum der neuen Wurzelspitze einleiten. Denn durch dieselben und eine entsprechende Streckung der Zellen werden Zellreihen im Periblem der neuen Spitze gebildet, welche zu dem neuen Transversalmeristem konvergieren. Unterdessen hat sich das Plerom der neuen Spitze gegen das Periblem, welches an der nicht regenerierenden Seite entsteht, abgegrenzt, ein neues Dermatogen kommt erst durch die Tätigkeit der Initialen im Transversalmeristem zustande. Dieses Stadium trifft man etwa 84—96 Stunden nach der Dekapitation. Jedenfalls dauert die vollständige Ausgestaltung der neuen Spitze in dieser Zone ein wenig länger, als in jener der direkten Regeneration. Eine scharfe Grenze zwischen der direkten und partiellen Regeneration gibt es auch hier nicht.

Ganz andere Ergebnisse liefern Versuche, wo die Wurzelspitze durch zwei schräg von oben geführte Einschnitte dekapitiert wurde (Fig. 1 *m*), welche etwa 0,6 mm hinter der Spitze einsetzten und dicht hinter dem Transversalmeristem zusammenstoßen. Es wird da immer nur eine neue Spitze gebildet, die Regeneration geht sehr schnell vor sich, da schon 52 Stunden nach der Verwundung ein neues Transversalmeristem differenziert ist, aber die Wurzel erscheint an den neuen Zuwächsen stark plattgedrückt, und es dauert ein paar Tage, ehe sie einen kreisförmigen Querschnitt erreicht, wobei sie jedoch bedeutend dünner wird.

Schon die während der ersten 50 Stunden nach der Verwundung zugewachsenen Teile erscheinen von zwei Seiten plattgedrückt. Sie besitzen schon eine vollständig differenzierte Wurzelspitze, in deren Haube ein Statocytenkomplex mit reichlicher Statolithenstärke vorhanden ist. Die Kerne der Statocyten sind ebenfalls schon beweglich. Das Transversalmeristem ist schon ausgebildet, obzwar nicht immer deutlich, es entsteht hauptsächlich im Plerom, die Initialen für die Rinde und Epidermis werden aus den zwei innersten Rindenschichten gebildet. Die Seitenregeneration ist recht ungenügend und schon 50 Stunden nach der Verwundung fast eigentlich beendet. Daher die Wurzel fast lamellenartig beschaffen ist, was besonders gut an Querschnitten auftritt. Verfolgt man eine Serie von Querschnitten, so sieht man, daß der Querschnitt in der Höhe des neuen Transversalmeristems fast kreisförmig ist, wenigstens desjenigen Teiles, welcher aus meristematischen Zellen besteht; in

den hierauf folgenden Partien ist er elliptisch oder fast lamellenartig (Fig. 19). Diese Form erhält sich noch während der weiteren zwei bis drei Tage, erst hierauf gelangen in das Streckungsstadium die durch das radiäre neue Transversalmeristem gebildeten Zonen und die Zuwächse erscheinen ebenfalls radiär.

Wurzeln, welche drei Tage nach der Verwundung fixiert und untersucht wurden, besaßen ein vollkommenes Transversalmeristem, ihre äußerste Wurzelspitze war schon fast radiär gebaut, obzwar immer noch von schwach elliptischem Querschnitt. Der Wurzelkörper selbst war auf mehrere Zentimeter flach, lamellenartig. Die Wurzeln wuchsen positiv geotropisch und wiesen keine auffallenderen traumatropischen Krümmungen auf.

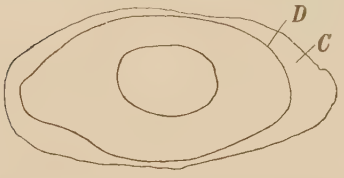


Fig. 19. — Querschnitt durch eine durch zwei schräg von oben geführte Schnitte dekapitierte Wurzel von *Vicia faba*, 50 Stunden nach der Dekapitation.

Die Resultate der soeben beschriebenen Versuche lassen sich wohl auf Grund dessen, was wir an einfach schräg dekapitierten Wurzeln gesehen haben, deuten. Der Regenerationsvorgang wird zunächst an den jüngsten, daher regenerationsfähigsten Zellen erscheinen, das sind in unserem letzten Versuch jene Zellen, welche die Kante ausbilden, in welcher die beiden schräg von oben geführten Schnitte zusammenstoßen. Außerdem wird, wie wir noch später sehen werden, der Strom der Nährstoffe entlang der beiden Wundflächen zu dieser Kante geführt, sodaß hier Baustoffe in beträchtlicher Menge angesammelt werden, und zwar auf einem viel kleineren Raum, als wenn z. B. die Wurzel an einer ganzen Querschnittfläche regeneriert. Das alles unterstützt die Regeneration an der äußersten Kante, sie wird auf die derselben benachbarten Zellreihen beschränkt. Außerdem wird durch die Dekapitation mit Hilfe von zwei schräg von oben geführten Schnitten eine Seitenregeneration ausgelöst. Wie überall, so wird dieselbe auch hier nicht vollkommen ausgeführt, vielmehr hören an den verwundeten Flanken ziemlich früh Teilungen auf, welche zu tangentialen Scheidewänden führen und werden durch Querteilungen (wo also die Teilungsfigur parallel zu der Längsachse der Wurzel verläuft) abgelöst. Da dies an beiden verwundeten Flanken geschieht, so erscheinen dann die zugewachsenen Wurzelteile plattgedrückt, fast lamellenartig.

IV. Die inneren Vorgänge in den verwundeten Wurzeln.

Die Untersuchung der äußeren Erscheinungen, welche an verwundeten Wurzeln zu beobachten sind, mußte in unseren Versuchen unbedingt durch ein eingehendes Studium der inneren Vorgänge, welche sich in den betreffenden Wurzeln abspielen, ergänzt werden. Wir haben zwar schon feststellen können, daß z. B. an angeschnittenen Wurzeln neue Spitzen sich ausbilden, daß dieselben die alte Spitze vertreten können, daß in anderen Fällen bloß die Wunden verzogen und teilweise geheilt werden, ohne daß eine Neubildung zustande käme. Die Bedingungen dieser verschiedenen Vorgänge lassen sich jedoch ohne anatomische Untersuchungen nicht feststellen. Auch die Art und Weise der Neubildung der Spitzen, sowie der Wundheilung usw. kann bloß auf Grund von anatomischen Untersuchungen erkannt werden. Außerdem hat noch ein großes Interesse die Frage nach der Ausbildung und Lagerung der mit leicht beweglicher Stärke versehenen Zellen. Es wird denselben eine große Bedeutung für die Perzeption des Schwerkraftreizes zugeschrieben. Ich habe daher dem Auftreten der sogenannten Statocyten mit ihren Statolithen eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

Was den Vorgang der Regeneration selbst betrifft, so konnten hier nur die wichtigsten Erscheinungen erwähnt werden, wenn die Arbeit nicht allzu umfangreich werden sollte.

Zur schnellen Orientierung über das Vorkommen der Stärke in den regenerierenden Wurzeln genügen Schnitte von freier Hand, die man mit Jodtinktur oder Jodjodkalium und nachher mit Glycerin behandelt. Sonst wurden alle Stadien in Flemming'scher Flüssigkeit fixiert, mit Parakarmin durchgefärbt und in Paraffin geschnitten. Es wurden im ganzen mehr als 400 Wurzeln in Mikrotomserien zerlegt. Im nachfolgenden sollen neben allgemein zutreffenden Angaben auch eingehendere, auf spezielle Fälle sich beziehende Angaben angeführt werden.

In manchen Fällen hat es sich darum gehandelt, die Lage des Perikambiums in der Wurzel festzustellen. Da dies im meristematischen Teile der Wurzelspitze ziemlich schwierig ist, so habe ich mich der von Schoute (I, p. 48) angegebenen Methode bedient. Der ältere Teil der Wurzel, wo die Lage des Perikambiums schon gut zu erkennen ist, wurde quer geschnitten, der meristematische

jedoch in Längsschnitte zerlegt. Dann wurden die Querschnitte mit dem medianen Längsschnitt verglichen und auf diese Weise konnte ziemlich genau die Lage des Perikambiums festgestellt werden.

Wurzeln von *Vicia faba*, welche zwei Tage nach Verwundung durch einen Quereinschnitt fixiert und untersucht wurden, wiesen je nachdem, in welcher Entfernung von dem Transversalmeristem der Einschnitt geführt wurde, verschiedene Verhältnisse auf. Je näher am Transversalmeristem und je tiefer in das Plerom der Einschnitt geführt wurde, desto auffallender trat die Bildung einer Callushypertrophie (Simons provisorische Wurzelhaube) hervor (Fig. 20 *c*). Dieselbe bestand darin, daß sich oberhalb der Wunde die Zellen verlängerten, meist ohne irgend welche Teilungen aufzuweisen und daß sie relativ plasmaärmer wurden. Weiter erschienen in denselben große Vakuolen, im Plasma wurden Stärkekörner abgelagert, welche am Anfange meist um den Kern herum angehäuft waren. In einigen Zellen (nicht in allen Wurzeln) häufte sich die Stärke samt dem Kern im physikalisch unteren Teile der Zelle auf, d. h. sie erschien als typische Statolithenstärke. Zuerst erschien dieser Vorgang immer im Periblem, d. h. in der Rinde, und zwar besonders früh in den mittleren Zellreihen dieses Gewebes.

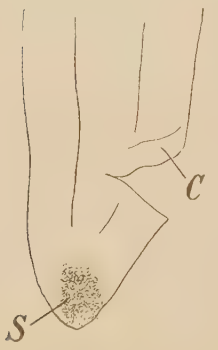


Fig. 20. — Längsschnitt durch angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 2 Tage nach der Verwundung.

Es muß hervorgehoben werden, daß es sich in der Bildung dieser Statocyten um einen ganz spezifischen Vorgang handelt. Es können ja in den äußeren Zellen des callusartigen Teiles, besonders jedoch in den verlängerten Zellen, welche an schief verzogenen Wunden liegen, ebenfalls beträchtliche Stärkemassen abgelagert werden, weder die Stärkekörner, noch die Kerne erweisen sich jedoch als dem Zuge der Schwerkraft folgend. Außerdem erscheinen in den sich eben ausbildenden Statocyten in dem Stadium, wo die Stärkekörner eben in den physikalisch unteren Teil derselben gesunken sind, wo jedoch noch diese Körner ziemlich klein und an Zahl gering sind, ziemlich auffallende Plasmaansammlungen, welche vor dem Sinken der Stärkekörner und Kerne nicht vorhanden waren und welche nach der definitiven Ausbildung der Stärkemasse in den Statocyten ebenfalls verschwinden. Diese Plasmaansammlungen erscheinen auch dann,

wenn sich die Wurzel in ihrer stabilen Ruhelage befindet, wenn sie daher geotropisch nicht gereizt wird. Sie sind häufig ziemlich unregelmäßig an den Seitenwänden gelagert, es überwiegen jedoch Fälle, wo sie den peripheren (äußeren) periklinen Längswänden anliegen. Zwei Tage nach der Verwundung ist der callusartige Teil an der oberen Wundfläche etwa 3—4 Zellen hoch.

Die Stelle, wo sich der Callus ausbildet, hängt beträchtlich von der Tiefe des Quereinschnittes ab. Wird der Einschnitt ein ganz wenig über die Mitte des Pleroms geführt, so bildet er sich zunächst in der Rinde aus (Fig. 20). Im Plerom ist von demselben noch so gut wie nichts zu beobachten. Wird der Einschnitt durch das ganze Plerom geführt, so bildet sich der Callus sowohl in der Rinde als auch im Plerom aus (Fig. 21). Wenn dann noch der Schnitt durch das Plerom in die Rinde geführt wird, so daß die alte Spitze mit der Wurzel bloß durch einen kleinen Teil der Rinde zusammenhängt, so bildet sich der Callus in einem Teile des Pleroms und in dem anliegenden Teile der Rinde aus (Fig. 22). An diesen Stellen entwickelt sich später der so charakteristische Statocytenkomplex (*S*).

Fig. 21. — Längsschnitt durch angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 2 Tage nach der Verwundung.

Ebenso wie wir das bei den Farnwurzeln sehen werden, erweisen sich nach der Dekapitation auch bei phanerogamen Wurzeln die verschiedenen Gewebesysteme in verschiedenem Grade wachstumsfähig (Simon I, p. 106). Es streckt sich das Plerom und die innere Rinde viel bedeutender als die Epidermis und die äußere Rinde, wodurch die Wundfläche bald ihre ursprüngliche Stellung und Form verliert.

Wir müssen in Bezug auf die Größe der Wachstumsdifferenzen zwischen einzelnen das Plerom umgebenden Zellschichten zwei Fälle unterscheiden: Der erste ist jener, wo der Einschnitt nur etwa bis zur Mitte des Pleroms oder noch weniger tief geführt wurde und wo keine Neubildung einer Wurzelspitze ausgelöst wird. Da erscheint die Verzögerung im Wachstum der Epidermis und der äußeren Rinde im Vergleiche mit jenem der inneren Rinde sowie eventuell auch des Pleroms schon zwei Tage nach der Verwundung als recht auffallend. Noch beträchtlicher ist dieselbe drei Tage nach der Verwundung, und wir werden noch über diesen Fall zu sprechen haben.

Wird der Schnitt tiefer geführt, wodurch eine Neubildung der Wurzelspitze ausgelöst wird, so tritt eine bedeutendere und auf alle Rindenschichten sich erstreckende Wachstumsverzögerung oberhalb des Einschnittes bloß dann ein, wenn der Schnitt durch das Plerom bis in das Periblem der entgegengesetzten Seite eingedrungen ist. Zur näheren Kenntnis der fraglichen Vorgänge sollen einige spezielle Fälle besprochen werden.

Schon zwei Tage nach der Verwundung erscheint die Wundfläche schief verzogen, das Plerom bildet an derselben eine schwach höckerförmige Hervorwölbung (Fig. 20, 21). Je tiefer der Einschnitt geführt wurde, desto stärker ist die Wundfläche schief verzogen, was durch das vom Plerom gegen die Peripherie der Wurzel abnehmende Wachstumsvermögen der Zellschichten des Periblems bedingt wird. Wird der Einschnitt durch das ganze Plerom, eventuell noch durch einen Teil der an entgegengesetzter Seite befindlichen Rinde geführt, so tritt dieser Unterschied am stärksten auf, noch stärker als bei völliger Dekapitation. Bei der in Fig. 22 dargestellten Wurzel betrug die Länge des schief verzogenen Teiles der Wundfläche 1,62 mm. Im Plerom selbst und im Bereiche der Rinde an der entgegengesetzten Seite ist die Wundfläche bloß schwach konvex gekrümmt.

Fig. 22. — Längsschnitt durch eine tief angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 2 Tage nach der Verwundung.

Im dem eben besprochenen Fall (Fig. 22) wurde der Quereinschnitt so tief geführt, daß die Spitze mit dem Wurzelkörper nur durch einen ganz kleinen Teil der Epidermis und des Periblems (an medianen Schnitten waren es nur drei bis vier Zellschichten) zusammenhing. Dennoch trat an dieser Seite, wo die Spitze mit dem Wurzelkörper einen lebendigen Zusammenhang aufwies, keine Wachstumsdifferenz zwischen einzelnen Zellschichten des Periblems auf. Das beweist, daß wohl nicht der Wundreiz an sich diese Wachstumsdifferenzen auslöst, sondern daß sie durch das Aufheben des organischen Zusammenhanges der meristematischen Gewebe in longitudinaler Richtung hervorgerufen werden. Dabei reagieren einzelne Zellreihen des Periblems nicht selbständig, der Einfluß der gestörten Korrelation erscheint bloß oberhalb der Stellen, wo die Störung in einem größeren Umfange herbeigeführt wurde. Es genügt

schon ein Zusammenhang durch drei Zellschichten, um an der betreffenden Seite die Erscheinung der besprochenen Wachstumsdifferenz zu verhindern.

Wie jedoch schon in dem Kapitel über die äußeren Erscheinungen an den verwundeten Wurzeln erwähnt wurde, krümmt sich an Wurzeln, die durch genügend tief geführte Quereinschnitte verwundet wurden, die ursprüngliche Spitze bald seitwärts (Fig. 21). Diese Verschiebung wird durch ein stärkeres Wachstum der inneren Zellschichten jenes Teiles, welcher die alte Spitze mit dem Wurzelkörper verbindet, verursacht, und es ist möglich, daß hier im Grunde dieselbe Erscheinung vorliegt, wie in den oberhalb der Wundfläche befindlichen Teilen. Es trägt vielleicht noch ein anderer Umstand zu dieser Krümmung der ursprünglichen Wurzelspitze zur Seite bei. Gegenüber dem Ende des Quereinschnittes erscheinen nämlich schon nach Ablauf der ersten 24 Stunden nach der Verwundung zahlreiche Teilungen, welche zur Bildung eines keilförmigen Gebildes führen, das sich zwischen die beiden Wundflächen vorschiebt. Die ersten Teilungen sind da mit einem beträchtlichen Längenwachstum einzelner Zellreihen verbunden. Die ersten Scheidewände sind quer (senkrecht auf die Längsachse der Wurzel) gerichtet, ihnen folgten dann Längswände. Es bildet sich ein förmliches Meristem, welches ein Heranwachsen des keilförmigen Gebildes (Fig. 23) unterstützt. Bald wird jedoch das Längenwachstum dieser Zellen durch ein auf die Längsachse senkrecht gerichtetes Wachstum ersetzt, so daß an der Seitenkrümmung der Wurzelspitze diese Vorgänge nur eine kurze Zeit beteiligt sein könnten. Tatsächlich ist ja die Spitze 48 Stunden nach der Verwundung meist wieder in

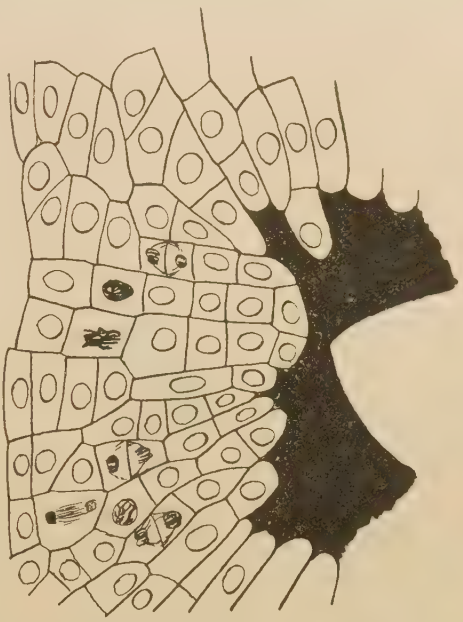


Fig. 23. — Entwicklung eines keilförmigen Gebildes in einer angeschnittenen Wurzel von *Vicia faba*, 2 Tage nach der Verwundung.

die ursprüngliche Richtung zurückgekehrt. Die definitive Seitenkrümmung der Spitze erfolgt erst später. Die Bildung dieses keilförmigen Gewebes ist wohl durch die Verwundung hervorgerufen worden. Besonders in den Wurzeln von *Cucurbita pepo* ließ sich der Ursprung dieses keilförmigen Gebildes deutlich sehen (Fig. 24). Die dasselbe zusammensetzenden Zellen verlängern sich später beträchtlich gegen die Wunde, und die äußersten werden auch relativ plasmaarm. Am auffallendsten und mächtigsten war das betreffende Gebilde in den Wurzeln von *Lupinus albus* entwickelt (Fig. 25), in welchen ebenfalls die äußersten Zellen, welche zwischen die Wundflächen eingedrungen sind, bald groß und plasmaarm werden.

Fig. 24.

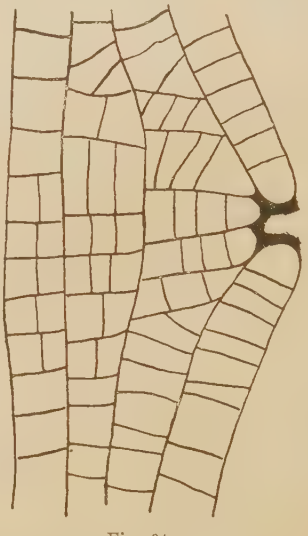


Fig. 24 a.

Entwicklung der keilförmigen Gebilde in angeschnittenen Wurzeln von *Cucurbita pepo*, Fig. 24 2 Tage, Fig. 24 a 3 Tage nach der Verwundung.

Dieses gegen die Wunde vordringende Gewebe kann aus den verschiedensten Zellschichten entstehen. Sowohl aus dem Plerom, wenn nämlich der Quereinschnitt bloß bis ins Plerom geführt wurde, als auch in der Rinde. Bei *Cucurbita pepo* und *Vicia faba* erstreckte sich der Einfluß der Verwundung auf drei bis vier Zellschichten (von dem Ende des Einschnittes gerechnet), am intensivsten war jedoch die Teilung in der intakten, der Wunde anliegenden Zellschicht (Fig. 23, 24). Bei *Lupinus albus* wurden viel mehr Zellschichten durch die Verwundung zur Teilung angeregt, ich zählte deren 7—8, wodurch es auch erklärlich ist, daß das keil-

förmige Gewebe hier viel mächtiger wird. Es wächst jedoch und vermehrt seine Zellen bloß etwa 56 Stunden nach der Verwundung, denn seine Größe ist drei Tage nach der Verwundung nicht viel größer als nach zwei Tagen. 56 Stunden nach der Verwundung traf ich keine Teilungen mehr in demselben.

An der oberen Wundfläche differenziert sich, wie wir gesehen haben, eine charakteristische Callushypertrophie. Sie entspricht vollkommen der provisorischen Wurzelhaube in Simons Sinne (I). Auch die an die untere Wundfläche angrenzenden Zellen bilden eine Callushypertrophie. Sie verlängern sich und werden plasmaarm. Ihr Kern ist meist gar nicht zur Wundfläche verschoben. Zwei Tage nach der Verwundung ist die Verlängerung dieser Zellen nicht allzu auffallend, ihr Kern ist ziemlich groß und von normaler Struktur. Die ersten Zellen, welche sich callusartig umzubilden beginnen, gehören der mittleren Rinde an; wenn der Schnitt bis ins Plerom geführt wurde, sind es auch die Zellen der inneren Pleromreihen. Ihnen folgen Dermatogenzellen, das Perikambium bewahrt samt den demselben anliegenden Zellen lange sein embryonales Gepräge. In den callusartigen hypertrophierten Zellen gibt es keine Teilungen mehr, hingegen können in den ihnen anliegenden Zellen noch zahlreiche Teilungen vor sich gehen, deren Zahl immerhin spärlicher ist als in der entgegengesetzten Hälfte der Wurzel. Aber es ist wichtig zu betonen, daß in diesen Zellen keine Stärke abgelagert wird, auch sind in denselben keine Plasmaansammlungen an bestimmten Wänden zu beobachten. Dadurch unterscheidet sich schon jetzt der an der unteren Wundfläche sich ausbildende Callus von demjenigen der oberen. Später tritt noch der Unterschied dazu, daß sich die callusartigen Zellen der unteren Wundfläche stark verlängern und sogar schlauchförmig werden können.

Fig. 25. — Keilförmiges Gebilde (*K*) in einer angeschnittenen Wurzel von *Lupinus albus*, 3 Tage nach der Verwundung.

In den 48 Stunden nach der Verwundung fixierten Wurzeln gab es zahlreiche Teilungsfiguren. Dieselben zeigen jedoch zu irgend einer Regeneration noch keine Beziehungen. Entweder sind es Teilungen, welche sicher auch in einer intakten Wurzel in derselben Weise vor sich gegangen wären, oder sie gehen in einer

durch die Verwundung veränderten Richtung vor sich. Dennoch führen dieselben weder zur Wundheilung, noch zu irgend einer regenerativen Neubildung. Schließlich gibt es in den verwundeten Wurzeln Teilungen, welche durch die Verwundung angeregt wurden und eine ganz spezifische Orientierung haben. Dies sind jene Teilungen, welche zur Bildung des schon beschriebenen keilförmigen Gebildes führen. Alle Kernteilungen sind normal karyokinetisch, allen folgt eine Scheidewandbildung. Ich fand zweikernige Zellen sehr spärlich, und zwar nur in den callusartigen Zellen (Simon I).

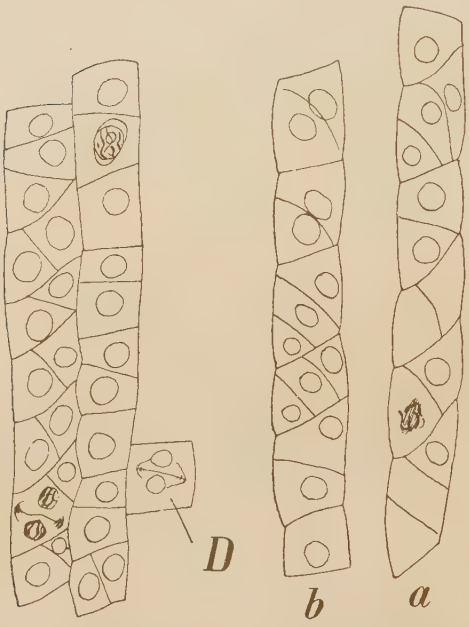


Fig. 26. Fig. 27.
Kern- und Zellteilungen oberhalb des Quereinschnittes in einer Wurzel von *Vicia faba*, 2 Tage nach der Verwundung. *D* = Dermatogen; *a* zweite, *b* vierte Rindenschicht.

Einiges Interesse bieten jene Teilungen, deren Richtung durch die Verwundung verändert wurde. Man sieht dieselben besonders in den äußeren Rindenschichten oberhalb der Verwundung. Sie sind schief zur Wundfläche orientiert, die Zelle kann durch dieselben in mehrere kleine Zellen mit schief zur Längsachse der Wurzel orientiertenScheidewänden zerfallen. Schon die erste Anlage der Teilungsspindel, welche hier bekanntlich in der Form von zwei hyalinen Polkappen auftritt, ist schief orientiert (Fig. 26, 29). Es ist, als wenn der Impuls zur Orientierung dieser Teilungen von den inneren verwundeten Zellschichten in schiefer Richtung herkäme, denn wenn sich derselbe bloß longitudinal fortpflanzen sollte, so müßten die Figuren parallel mit der Längsachse der Wurzel und die Scheidewände parallel mit der Wundfläche stehen, so wie es auch meist in verwundetem Gewebe der Fall ist und wie es dem von Bertrand (I) aufgestellten „Gesetz der freien Oberflächen“ entsprechen würde. Am häufigsten kommen derartige Teilungen in der zweiten Rindenschicht vor, sie könnnen jedoch

sowohl im Dermatogen als auch bis in die siebente Rindenschicht beobachtet werden. Im Plerom, im Perikambium, sowie in der Endodermis kommen bloß normal gerichtete Teilungen oberhalb der Wundfläche vor. Wenn der Quereinschnitt das ganze Plerom durchdrungen hat, so erscheinen ähnliche Orientierungsänderungen auch in der Rinde der entgegengesetzten, intakten Seite der Wurzelspitze. Der Einfluß der Verwundung verbreitet sich hier über mehrere Zellschichten. Ich habe noch in einer durch vier Zellschichten von dem Ende des Einschnittes getrennten Zellreihe einen deutlichen Einfluß der Verwundung feststellen können (Fig. 28).

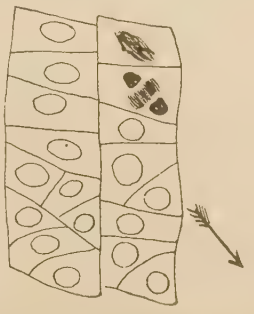


Fig. 28. — Zellteilungen in der intakten Hälfte einer vor 2 Tagen angeschnittenen Wurzel von *Vica faba*. Der Pfeil gibt die Richtung zur Wunde an.

Es ist höchst wahrscheinlich, daß der Impuls zu dieser Richtungsänderung der neu entstehenden Scheidewände vom Plerom ausgeht, d. h. durch seine Verwundung ausgelöst wird. Denn dieselbe zeigt sich nur in der Rinde, und die Teilungsfiguren sind so orientiert, daß ihre verlängerte Achse ungefähr zu der nächst liegenden Verwundung des Pleroms führt. Durch bloße Einschnitte in die Rinde selbst wird diese Richtungsänderung der Scheidewände nicht ausgelöst. Außerdem haben wir schon angegeben, daß auch in der Rinde der intakten Seite der Wurzelspitze ähnliche Teilungen vorkommen, wenn etwa das ganze Plerom durchschnitten ist, so daß sich der Einfluß dieser Verwundung auch auf diesen Teil des Periblems fortpflanzen kann.

Es wurde auch schon angegeben, daß besonders bei tiefer ins Plerom gehenden Einschnitten das Dermatogen sowie die äußeren Schichten der Rinde gegen die inneren Schichten im Längenwachstum zurückbleiben. Dadurch werden die Querwände der Rindenzellen schräg verzogen und zwar so, daß die Querwände dann nach der Mittelachse der Wurzel geneigt sind (Simon, I, p. 106). Es geschieht dies jedoch in einzelnen Zellreihen in beträchtlich verschiedenem Maße. Es ist natürlich, daß diese Schrägstellung der Querwände in der Nähe der Wundfläche am auffallendsten ist. Aber ceteris paribus ist sie am bedeutendsten in Zellen, welche jene, gegen das Plerom gerichtete Teilungen aufweisen (Fig. 29). Die so auffallenden Unterschiede in der Größe der Schrägneigung der Querwände in benachbarten Zell-

reihen sind schwierig durch gleichmäßig gegen die Peripherie abnehmende Wachstumsintensität der Längswände zu erklären. Es könnten ja dann so große Differenzen, wie sie die Fig. 29 aufweist, nicht entstehen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß hier ein gleitendes Wachstum vor sich geht, dessen Existenz bei den höheren Pflanzen sicher bewiesen ist. Ich habe jedoch diese Frage nicht weiter verfolgt.

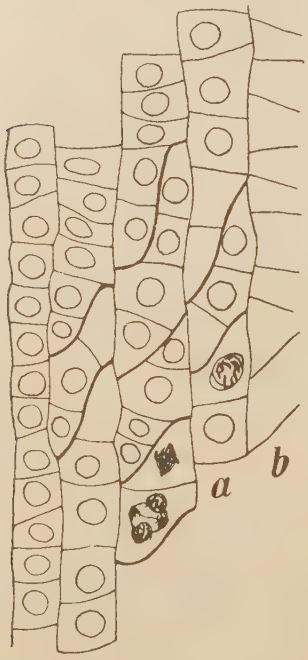


Fig. 29. — Zellteilungen oberhalb der Wunde einer angeschnittenen Wurzel von *Vicia faba*, *b* dritte, *a* vierte Rindenschicht, von außen gezählt.

Die schräg gegen das Plerom gerichteten Teilungen werden jedoch schon 48 Stunden nach der Verwundung oder ein wenig später eingestellt und besonders in jenen äußeren Zellreihen, deren Wände, wie eben angegeben wurde, schräg verzogen werden, durch Teilungen ersetzt, welche zur Bildung von Scheidewänden führen, die parallel zu der Wundfläche gerichtet sind (Fig. 30). Das sind dann Teilungen, welche mit dem Gesetz der freien Oberfläche übereinstimmen. Die Zahl dieser Teilungen ist nicht groß, auch dauert das Stadium, in welchem dieselben vor sich gehen, kurz, besonders in Wurzeln, wo eine beträchtliche Wachstumshemmung der äußeren Zellschichten auftritt. In einer solchen Wurzel habe ich schon 48 Stunden nach der Verwundung wieder Teilungen, welche parallel mit der Längsachse der Wurzel orientiert sind, gefunden. Figur 31 stellt z. B. eine Zellreihe aus dieser Wurzel dar. Sie gehört der dritten Rindenschicht an und ihre Zellen sind meist durch mit der schräg verzogenen Wundfläche parallel gestellte Scheidewände geteilt. Außerdem beobachtet man hier schon Teilungen, welche zu quer gestellten Scheidewänden führen.

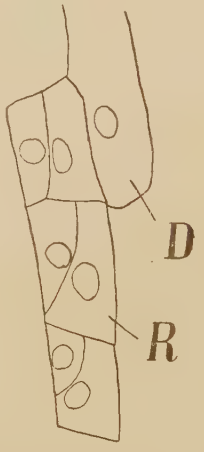


Fig. 30. — Zellteilung in einer angeschnittenen Wurzel von *Vicia faba*, 2 Tage nach der Verwundung. *D* = Dermatogen, *R* = erste Rindenschicht.

In dem unter dem Quereinschnitte gelegenen Teile der Wurzelspitze ist die Zahl der Teilungen 48 Stunden nach der Verwundung viel geringer als oberhalb desselben. Besonders in jener Hälfte, in welcher der Einschnitt liegt, trifft man in den äußeren und mittleren Rindenschichten fast keine Teilungen mehr. Wenn hier jedoch welche vorkommen, so ist ihre Richtung normal, oder es lassen sich keine Beziehungen der Scheidewandrichtung zur Verwundung feststellen. Unter dem Ende des Einschnittes nehmen in jenen Zellen, welche zur Bildung des keilförmigen Gebildes beitragen, die Scheidewände Richtungen an, die jenen oberhalb des Einschnittes entstehenden analog sind (Fig. 23). Je geringer der Zusammenhang der Wurzelspitze mit der Wurzel ist, d. h. je tiefer der Einschnitt eingedrungen ist, desto unbedeutender ist die Zahl der in der Spitze vorhandenen Teilungen. In Wurzeln, deren Spitze nur durch einige (3—4) Rindenschichten und Dermatogenzellen mit dem Wurzelkörper zusammenhing, gab es 48 Stunden nach der Verwundung keine einzige Teilungsfigur mehr. Damit hängt es auch zusammen, daß die Kerne in der Spitze kleiner werden und alle eine feinkörnige netzige Struktur der ruhenden Kerne der Dauergewebe allmählich annehmen.

Fig. 31. Dritte Rindenschicht (von außen gezählt) einer angeschnittenen Wurzel von *Vicia faba*. Der Pfeil gibt die Richtung zum Plerom an.

In der Wurzelhaube ist 48 Stunden nach der Verwundung meist noch ein Teil der Statolithenstärke vorhanden (Fig. 20, 21 *S*). Es sind dies jedoch winzig kleine Körnchen, die dennoch meist gut in die physikalisch unteren Teile der Zellen sinken. Die Kerne der Statocyten sind kleiner, als in analogen Zellen intakter Wurzeln, auch sind dieselben durch ihre amöboide Form auffallend. Sie sinken präzis in die physikalisch unteren Teile der Zellen, mag man der Wurzel die beliebigste Lage geben.

Die Menge der in den Statocyten vorhandenen Stärke hängt mit der Tiefe des Quereinschnittes zusammen. Wenn derselbe das ganze Plerom durchdrungen hat, so ist dieselbe bedeutend geringer, als wenn die Spitze durch einen Teil des Pleroms mit dem Wurzelkörper zusammenhängt. Ihre Menge ist noch geringer, wenn der Schnitt bis durch den größeren Teil der Rinde der entgegengesetzten Seite geführt wurde (Fig. 22). Offenbar gelangen da in die Spitze

keine plastischen Stoffe mehr, oder nur ein ganz geringes Quantum derselben, die Spitze verbraucht dann das in der Stärke der Statocyten abgelagerte Material.

Ich habe in meiner Arbeit über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen nachgewiesen, daß nach Veränderung der Lage der Wurzeln in den Statocyten bei zahlreichen Pflanzen ganz charakteristische Plasmaansammlungen entstehen (Němec IV, S. p. 69 ff.). Es ist interessant zu fragen, wie sich die Statocyten in dieser Beziehung in verwundeten Wurzeln verhalten werden.

Wird der Einschnitt ein ganz wenig über die Mitte des Pleroms geführt, so erscheinen in den Statocyten nach dem Verschieben der Wurzelspitze aus ihrer Ruhelage die charakteristischen Plasmaansammlungen noch 24 Stunden nach der Verwundung. Dabei wird vorausgesetzt, daß die Statocyten noch Stärkekörner enthalten. Wenn der Einschnitt durch das ganze Plerom geführt wurde, so enthalten die Statocyten 48 Stunden nach der Verwundung eine ganz geringe Menge von beweglicher Stärke. Da erscheinen in den Statocyten zuweilen die Plasmaansammlungen auch in Wurzelspitzen, welche sich in der stabilen Ruhelage (vertikal abwärts) befinden. Allerdings sind dieselben ziemlich unbedeutend. Hängt die Wurzelspitze mit dem Wurzelkörper nur durch einen kleinen Teil der Rinde und des Dermatogens zusammen (Fig. 22), so enthält die Haube schon nach 48 Stunden meist keine Stärke mehr, höchstens sind in einigen Zellen ein paar ganz winzige Stärkekörner vorhanden. In diesen Fällen erscheinen auch keine Plasmaansammlungen, mag sich die Wurzel noch so lange außerhalb der Ruhelage befinden.

Die vorstehenden Mitteilungen beziehen sich auf *Vicia faba*. In den Wurzeln von *Cucurbita pepo (maxima)*, welche durch ähnliche Quereinschnitte verwundet und nach 48 Stunden fixiert wurden, ließen sich ebenfalls zahlreiche Teilungen oberhalb des Einschnittes feststellen. In der Spitze selbst gab es sehr wenige, wenn der Schnitt durch das ganze Plerom geführt wurde, keine Teilungen mehr. Es bildete sich, wie schon erwähnt wurde, ein keilförmiger Gewebekomplex, der gegen den Einschnitt gerichtet war (Fig. 24), sonst waren alle Figuren normal orientiert; schräg gestellte Scheidewände, die den bei *Vicia* beobachteten entsprächen, habe ich hier überhaupt nicht gesehen. Auch ist zu bemerken, daß die äußeren Rindenschichten sowie das Dermatogen fast gleichmäßig mit dem Plerom wachsen, so daß sich die Wunde, wenn sie genügend tief

geführt wurde (wenigstens bis zur Mitte des Pleroms), zunächst nicht in die Länge verzieht.

In ähnlicher Weise wie bei *Vicia* bildete sich auch bei *Cucurbita* an der oberen Wundfläche ein callusartiges Gewebe, in welchem jedoch 48 Stunden nach der Verwundung noch sehr spärliche Stärkekörner abgelagert waren. Dieser Callus, welcher der provisorischen Wurzelhaube an dekapitierten Wurzeln entspricht, bildet sich — soweit die Wurzel überhaupt regeneriert — auch wenn sich in seiner nächsten Nähe die Anlage einer Seitenwurzel befindet. So bildete sich der callusartige Teil, auch wenn die Initialen einer Seitenwurzel von der Wundfläche bloß 0,35 mm entfernt waren und die Zellreihen, welche der „poche digestive" Ursprung geben, fast bis an den Einschnitt reichten. Überhaupt wird die direkte regeneratorische Tätigkeit der Wurzel durch das Vorhandensein von Wurzelanlagen nicht beeinträchtigt.

Die Wurzelanlagen sind bei den Cucurbitaceen sehr früh zu erkennen. Es häuft sich nämlich sowohl im Perikambium als auch in den zur Bildung der „poche digestive" bestimmten Periblemzellen Plasma an, wo noch im Perikambium zur Anlage der Seitenwurzel kaum die ersten Teilungen vor sich gegangen sind. Die Wurzeln werden sehr nahe bei dem Vegetationspunkt angelegt. So habe ich Anlagen beobachtet, welche nur 0,55 mm von dem Vegetationspunkt entfernt waren. Dieser Umstand macht die Wurzeln besonders geeignet zum Studium einer eventuellen Korrelation zwischen Restitution und Reproduktion. Wir werden zu dieser Frage später zurückkehren.

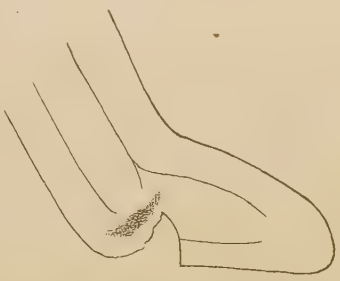


Fig. 32. — Angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 3 Tage nach der Verwundung.

Drei Tage nach der Verwundung erscheint bei genügend tief angeschnittenen Wurzeln von *Vicia faba* an der oberen Wundfläche ein deutlicher Höcker (Fig. 32), welcher eigentlich durch die provisorische Wurzelhaube gebildet wird. An der Grenze zwischen ihr und dem meristematischen Wurzelmeristem spielen sich jedoch Vorgänge ab, welche zur Bildung eines neuen Transversalmeristems führen. Dasselbe entsteht einfach dadurch, daß sich oberhalb der callusartigen provisorischen Wurzelhaube eine Querzone von sich reichlich teilenden Zellen entwickelt, welche einerseits an die provisorische Haube, andererseits, und zwar in viel bedeutenderem Maße,

an den Wurzelkörper Zellen abgeben. Die Teilungen sind zunächst ohne Ausnahme senkrecht auf die Längsachse der Wurzel gerichtet.

Das neue Transversalmeristem ist dem Plerom der Wurzel genähert, d. h. es entsteht nicht etwa oberhalb der Mitte der Wundfläche. Das ist schon deshalb nicht möglich, weil unterdessen das Dermatogen und die äußeren Rindenschichten oberhalb der Wundfläche in ihrem Längenwachstum beträchtlich zurückgeblieben sind. Die aus ziemlich niedrigen, sehr plasmareichen und lebhaft sich teilenden Zellen bestehende Querzone zieht sich durch die inneren Periblemschichten, sowie durch das äußere Plerom oberhalb des Einschnittes, ohne jedoch so tief in dasselbe zu reichen, wie der Schnitt geführt wurde. Irgend welche bogige Teilungen, wie sie bei *Zea Mais* im Perikambium vorkommen und sich weiter ins Plerom und wohl auch ins Periblem verbreiten, konnten hier in diesem Stadium noch nicht aufgefunden werden. Auch konnten im Perikambium keine durch irgend welche besonders charakteristische Eigenschaft ausgezeichnete Teilungen entdeckt werden.

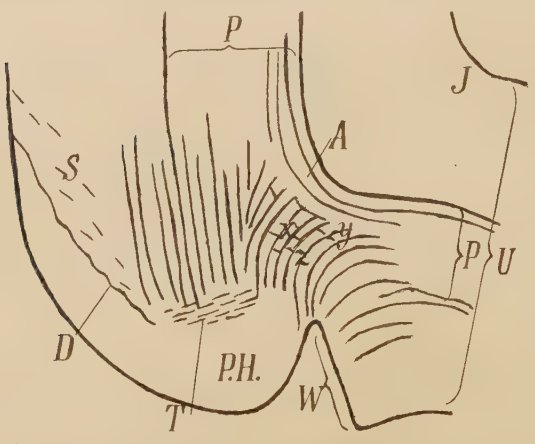


Fig. 33. — Neubildung der Wurzelspitze an einer angeschnittenen Wurzel von *Vicia faba*. Es ist der Verlauf einiger Zellwände eingezeichnet.

Es wird sich lohnen, an einem speziellen Beispiel die Verhältnisse, welche Wurzeln von *Vicia faba* in diesem Stadium aufweisen, näher zu verfolgen.

Figur 33 stellt einen ungefähr medianen Längsschnitt durch eine Wurzel 3 Tage nach der Verwundung vor. Der Quereinschnitt wurde etwa bis zur Mitte des Pleroms geführt. Er erscheint jetzt, wenn man nach der unteren Wundfläche (*W*) schließen sollte, seichter, was jedoch daher kommt, daß ein Teil des Einschnittes durch das keilförmige Gebilde ausgefüllt wurde. Die alte Spitze (*U*) ist zur Seite gekrümmt, jedoch nicht etwa passiv durch die sich neu bildende Spitze, sondern durch aktives Wachstum, welches offenbar an der Peripherie der intakten Flanke (*J*) schwächer ist. An der

Grenze zwischen der provisorischen Wurzelhaube (*p H*) und dem meristematischen Gewebe hat sich ein Transversalmeristem gebildet (*T*), das aus plasmareichen, niedrigen Zellen besteht, in welchen bloß Scheidewände in der Querrichtung gebildet werden. Im Periblem der verwundeten Flanke bemerkt man in den äußeren Zellreihen zahlreiche schräg verzogene Zellwände (*S*). Die neue Epidermis entsteht an dieser Seite aus einer Reihe von Rindenzellen, die drei bis vier Zellagen tief liegen und deren äußere Wände zickzackförmig (*D*) verlaufen. Die außerhalb dieser neuen Epidermis gelegenen Zellen sind plasmaarm, bedeutend gestreckt und weisen zu dieser Zeit meist keine Teilungen mehr auf. Auch lösen sich die äußersten Zellen hier und da ab, gerade so wie an den lateralen Teilen der typischen Wurzelhaube.

Das Transversalmeristem hat sich teils aus der inneren Rinde, teils aus dem Plerom entwickelt. Wie schon hervorgehoben, liegt es nicht ganz im Zentrum der oberen Wundfläche, sondern ist etwas zentralwärts verschoben. Zu den normal verlaufenden Längsreihen, welche im Transversalmeristem endigen, treten an der intakten Flanke der Wurzel noch bogig verlaufende Zellreihen (*K*) hinzu, welche aus dem oberen Teile des keilförmigen Gebildes entstanden sind, nun in der Richtung der Längsachse der neuen Spitze ausbiegen, und wie aus der Figur gut zu sehen ist, zur Bildung des Periblems der neuen Spitze an der intakten Flanke der Wurzel beitragen. Die Scheidewände dieser Zellreihen verlaufen ziemlich unregelmäßig. Einerseits werden die schon vorhandenen durch das ungleich verteilte Längenwachstum gezerrt (bei *y*), die neuen werden jedoch in einer senkrecht auf den Verlauf der betreffenden Reihen stehenden Richtung angelegt (bei *z*). Diese Reihen werden aus den Elementen des Pleroms gebildet, in der ursprünglichen Richtung verlaufen in denselben in der Höhe der Anlage der neuen Wurzelspitze höchstens etwa drei Zellschichten (*A*), welche ununterbrochen aus dem Wurzelkörper in die alte Spitze (*U*) verlaufen. Sollte der Verlauf der Zellreihen auf die bevorzugte Richtung der inneren, korrelativen Vorgänge hinweisen, so wäre dadurch der Zusammenhang der alten Spitze mit dem Wurzelkörper im Plerom auf ein Minimum beschränkt. Ja, in Wurzeln, wo der Einschnitt tiefer über die Mitte des Pleroms geführt wurde, wird dieser Zusammenhang im Plerom ganz unterbrochen. Alle Zellreihen des Pleroms biegen da in die neu sich bildende Spitze gegen das neue Transversalmeristem ein.

In unserem speziell besprochenen Fall gab es drei Tage nach der Verwundung in der alten Spitze noch Kern- und Zellteilungen, dieselben traten jedoch spärlich auf. Von der unteren Wundfläche zieht sich im Periblem der alten Spitze ein Streifen, der aus callusartig verlängerten Zellen besteht, die relativ plasmaarm sind und keine Teilungen aufweisen, in eine Entfernung von 0,5 mm, an der intakten Seite gibt es überhaupt keine solche Differenzierung. Diese Hälfte der Spitze weist auch mehr Teilungen auf.

Es wird nun auch interessant sein, die beiden Wurzelhauben zu untersuchen. In der alten Haube befand sich keine Stärke mehr, die Kerne verhielten sich jedoch wie spezifisch schwerere Körperchen. An den morphologisch unteren Wänden der Columellazellen waren schwache, aber doch deutliche Plasmaansammlungen zu sehen. Die neue Haube besaß ziemlich reichliche Statolithenstärke, die Kerne lagen derselben an, in den Zellen waren keine Plasmaansammlungen zu beobachten.

In Wurzeln, deren ganzes Plerom durchschnitten war, gab es in der alten Wurzelspitze keine Teilungen mehr. Die Zellen waren plasmaarm, die Kerne hatten eine Struktur, die für ruhende Kerne älterer Gewebe charakteristisch ist. In der alten Haube gab es keine Statolithenstärke, die Kerne begaben sich jedoch nach dem Verschieben der Spitze aus ihrer Lage prompt in die physikalisch unteren Teile der Zellen. Es gab da keine Plasmaanhäufungen, die Zellen erschienen überhaupt sehr plasmaarm.

Die Bildung der neuen Spitze, wie sie in den bisher besprochenen Wurzeln vor sich geht, ist als eine direkte zu bezeichnen. An ihr beteiligen sich alle Gewebe (die äußersten Rindenschichten sowie das Dermatogen ausgenommen), welche von dem Einschnitt getroffen wurden. Wenn zwar ein Teil der lateralen Rindenschichten als Bestandteil der provisorischen Wurzelhaube abgestoßen wird und die neue Epidermis erst unter diesen Schichten entsteht, so kann ich doch in unserem Fall diesem Umstande keine große Bedeutung zusprechen, da auch nach einer vollständigen Dekapitation durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem geführten Schnitt bei *Vicia faba* in den meisten Fällen die Neubildung der Epidermis ähnlich vor sich geht. Es besteht da zwischen der Epidermisbildung bei direkter und partieller Regeneration kein prinzipieller Unterschied.

Aus dem oben beschriebenen Fall ist weiter zu ersehen, daß die Spezialisation des Pleroms keineswegs groß ist, denn es wird

aus seinen Elementen ein Teil des Periblems der neuen Wurzelspitze gebildet.

Wird jedoch der Einschnitt etwas weiter hinter dem Transversalmeristem geführt, so tritt keine direkte Regeneration mehr auf, vielmehr sieht man dann, daß dem Perikambium und den demselben anliegenden peripheren Zellschichten des Pleroms eine bevorzugte Bedeutung zukommt.

In solchen Fällen bemerkt man schon zwei Tage nach der Verwundung, daß die peripheren Rindenschichten oberhalb der Wundfläche in ihrem Längenwachstum stark zurückbleiben. Der Callus, welcher dann zur provisorischen Wurzelhaube werden soll, entsteht lediglich aus den innersten Rindenschichten, dem Perikambium und Plerom. Ein Zurückbleiben im Längenwachstum des zentralen Pleroms ist zu dieser Zeit noch nicht wahrzunehmen. In den oberhalb des Callus gelegenen Zellen der dem Perikambium anliegenden Zellschichten vermehrt sich stark das Protoplasma, die Teilung ist in denselben jedoch nicht allzu rege, die Scheidewände sind senkrecht zur Längsachse der Wurzel gerichtet. Drei Tage nach der Verwundung ist das stärkere Längenwachstum der dem Perikambium anliegenden Zellschichten schon deutlich ausgeprägt. Die Wundfläche ist in den äußeren Periblemschichten stark in die Länge verzogen, hier lösen sich einige Zellen ähnlich wie an den lateralen Teilen typischer Wurzelhauben ab, es differenziert sich hier unter 2—3 Zellschichten eine treppenartig nach außen begrenzte Ersatzepidermis. In den plasmareichen, oberhalb der provisorischen Wurzelhaube gelegenen Zellen gehen zu dieser Zeit keine Längsteilungen vor sich, überhaupt ist die Zellenanordnung im großen und ganzen unverändert geblieben. Höchstens kommen in den äußeren Zellreihen schräg gestellte Zellwände vor, welche durch Teilungen, in denen die Figuren in einer zum Plerom zielenden Richtung orientiert waren, entstanden sind.

In Wurzeln, wo der Schnitt tiefer geführt wurde, jedoch nicht durch das ganze Plerom, ist die Neubildung einer Spitze schon weiter vorgeschritten. Es beginnt sich schon oberhalb der Wurzelhaube ein Transversalmeristem zu bilden, welches natürlich nicht so breit ist, wie bei direkter Regeneration. In demselben sind die Querwände so angeordnet, daß sie einen sanften Bogen bilden (Fig. 34). Eine Längsteilung der Perikambiumschicht oder der anliegenden Zellreihen habe ich auch in diesen Fällen nicht beobachtet. Wenn der Einschnitt nur ein wenig über die Mitte des

Pleroms geführt wurde, so findet man in der provisorischen Wurzelhaube der sich neu bildenden Spitze nur spärliche Stärkekörner, welche noch kaum beweglich sind. In der ursprünglichen Haube gibt es hingegen noch reichliche Statolithenstärke. Wurde hingegen der Einschnitt tiefer geführt, so enthält die provisorische Haube schon bewegliche Stärkekörner, die alte jedoch spärliche Statolithenstärke; wenn das ganze Plerom durchschnitten wurde, so enthält dieselbe keine Stärke mehr.

Wird der Quereinschnitt nicht so tief geführt, wie es in den bisher beschriebenen Wurzeln der Fall war, so kommt es zu keiner Neubildung einer Wurzelspitze und zwar auch dann nicht, wenn das Plerom zu $^2/_5$, ja häufig auch zur Hälfte durchschnitten ist. Es kommt dann bloß zu einer beträchtlichen Verziehung der oberen Wundflächen im Bereiche der äußeren Rinde. Es werden hier auch die Querwände schräg verzogen, zwei bis drei äußere Zellschichten werden abgestoßen, vordem wird jedoch unter denselben eine neue Epidermis gebildet, die dann eine treppenartige äußere Begrenzung hat. Ein deutlicher Callus wird hier an der oberen Wundfläche nicht gebildet, auch wird keine Stärke abgelagert, daher es nicht zur Ausbildung irgend welcher Statocyten kommt. Dennoch tritt das stärkere Heranwachsen des Perikambiums sowie der demselben anliegenden Zellreihen deutlich zu Tage. Es entsteht an der oberen Wundfläche ein Höcker (an Medianschnitten untersucht), welcher sich an die untere Wundfläche anlegt und mit derselben sogar in manchen Fällen an zahlreichen Stellen verwachsen kann. Dieser Wulst trifft gewöhnlich mit solchen Zellschichten zusammen, aus welchen er selbst besteht. Es wird dadurch die durch den Einschnitt herbeigebrachte partielle Unterbrechung des Pleroms wieder geheilt.[1]) Das partielle Verwachsen der oberen mit der unteren Wundfläche wird dadurch ermöglicht, daß sich die Wurzel-

Fig. 34. — *Vicia faba.* Bildung des bogenförmigen Meristems bei einer partiellen Regeneration an der oberen Wundfläche eines Quereinschnittes, 3 Tage nach der Verwundung.

[1]) Diese Heilung ist allerdings recht unvollständig. Eine vollkommene Heilung wird, wie wir sehen werden, mit Hilfe des keilförmigen Gebildes herbeigeführt.

spitze nicht so stark zur Seite krümmt, wie das in Fällen vorkommt, wo eine neue Spitze gebildet wird. Die starke Krümmung der alten Spitze zur Seite hängt daher korrelativ mit der Bildung einer neuen Spitze zusammen.

Sowohl oberhalb als auch unterhalb des Einschnittes gehen zahlreiche Kern- und Zellteilungen vor sich und zwar auch an der verwundeten Flanke. Die callusartige Ausbildung der Zellen ist an der unteren Wundfläche nicht groß, sie erstreckt sich auf eine größere Entfernung von der Wundfläche bloß in der Rinde. Eben bei Wurzeln, welche keine neue Spitze bilden, ist deutlich zu sehen, daß auch unter dem Einschnitte die peripheren Zellreihen schwächer wachsen, als die zentralen. So kommt es, daß diese nach außen konkav gekrümmt werden und daß die Wundfläche schräg nach außen geneigt wird. Wenn der Einschnitt tiefer ist, so ist auch das stärkere Längenwachstum des Perikambiums und der ihm anliegenden Zellschichten deutlich zu beobachten. Niemals sind jedoch an der unteren Wundfläche die Unterschiede in der Intensität des Längenwachstums einzelner Zellschichten so bedeutend wie an der oberen. Auch erreichen sie bereits drei Tage nach der Verwundung ihren Höhepunkt.

Auf die Statolithenstärke in der Haube haben Einschnitte, welche zu keiner Neubildung der Spitze führen, keinen Einfluß.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *Vicia* weisen auch Keimwurzeln von *Pisum sativum* drei Tage nach der Verwundung auf. Soll eine Neubildung der Wurzelspitze ausgelöst werden, so muß der Schnitt dicht hinter dem Transversalmeristem geführt werden und immer tiefer als zur Mitte des Pleroms reichen. Eine partielle Regeneration nach bloßen Quereinschnitten, mögen dieselben das ganze Plerom durchdrungen haben, kam bei *Pisum*-Wurzeln überhaupt nicht zum Vorschein. So ging eine direkte Neubildung der Wurzelspitze noch in einem Fall vor sich, wo drei Tage nach der Verwundung die alte Spitze (samt ihrer Haube) 0,9 mm lang war, hingegen wurde weder diese noch eine partielle Regeneration ausgelöst in einem anderen Fall, wo die alte Spitze 1,3 mm maß, obzwar in beiden Fällen das ganze Plerom durchschnitten war.

Die Regeneration wird auch hier durch Bildung einer Callushypertrophie an der oberen Wundfläche eingeleitet. Je nachdem der Quereinschnitt bloß durch einen Teil des Pleroms geführt wurde oder dasselbe ganz durchdrungen hatte, wird die Callushypertrophie, welche dann die provisorische Wurzelhaube vorstellt, ent-

weder vorwiegend in den inneren Periblemschichten oder teilweise in diesen, teilweise im Plerom, schließlich vorwiegend in diesem angelegt. Kein Gewebesystem ist hier daher in einem hervorragenden Maß veranlagt, den Callus zu bilden. Jedoch muß bemerkt werden, daß sich an seiner Bildung die äußeren Rindenschichten sowie die Epidermis bei *Pisum* niemals beteiligen. Wird durch die Callusbildung die Neubildung einer Spitze eingeleitet, so lagert sich in demselben früh, schon 48 Stunden nach der Verwundung, Stärke ab, gleichzeitig nimmt in der alten Spitze die Statolithenstärke ab. Drei Tage nach der Verwundung besitzt dann die provisorische Wurzelhaube der neuen Spitze schon bewegliche Stärke, welche sich daher, dem Zuge der Schwerkraft folgend, in den physikalisch unteren Teilen der Zellen ansammelt; ihre Menge ist jedoch noch beträchtlich geringer als in den Hauben intakter Wurzeln. Die Kerne haben zu dieser Zeit noch keine bestimmte Lage in der Zelle eingenommen, einige liegen der oberen, andere der unteren Zellwand an, nicht selten befinden sie sich in der Mitte der Zellen. Bei jener *Pisum*-Rasse, mit welcher diese Versuche angestellt wurden (grünsamige Felderbse), war das Verhalten der Kerne in den Statocyten nicht bei allen Individuen gleich. Bei einigen befanden sich die Kerne in den physikalisch oberen Teilen der Zelle (wie das für die meisten Erbsen Regel ist), bei anderen jedoch lagen sie der Statolithenstärke an und sanken überhaupt in jeder Lage der Spitze nach unten. Das Verhalten der Kerne war jedoch in allen Statocyten einer einzelnen Haube ganz konstant.

In den provisorischen Hauben der sich neu bildenden Wurzelspitzen waren drei Tage nach der Verwundung sehr deutliche Plamaansammlungen in den mit beweglichen Stärkekörnern versehenen Zellen vorhanden und zwar auch dann, wenn sich die Wurzel in ihrer Ruhelage (der alten Spitze ungeachtet) befand. Da befanden sich dann die Plasmaansammlungen oberhalb der Statolithenstärke.

Die alte Spitze besaß in ihrer Haube zu dieser Zeit meist keine Stärke mehr. An den unteren Zellwänden waren jedoch noch schwache Plasmaansammlungen zu beobachten. Dieselben waren in der nicht verwundeten Flanke stärker entwickelt, als in jener, an welcher der Einschnitt geschehen ist. Im allgemeinen waren die erwähnten Plasmaansammlungen desto deutlicher, je weniger tief der Schnitt in das Plerom eingedrungen ist.

Die Bildung des Transversalmeristems in der neuen Spitze geht hier ähnlich wie bei *Vicia* vor sich. An der Grenze zwischen der provisorischen Haube und dem meristematischen Wurzelkörper entsteht durch rege Teilung der Zellen eine quer verlaufende Zone von ziemlich niedrigen Zellen. Peripher gehen dieselben in andere Zellen mit schrägen Querwänden über, so daß das ganze Transversalmeristem bogenförmig verläuft. Das Perikambium weist hier meist bloß Querteilungen auf. Überhaupt ist die schräge Stellung der Zellwände in den peripheren Teilen des Transversalmeristems mehr auf Zerrung durch ungleichmäßiges Wachstum, als auf in schräger Richtung vor sich gehende Teilungen zurückzuführen, denn ich habe drei Tage nach der Verwundung in der sich neu bildenden Wurzelspitze bloß längs und quer gestellte Teilungsfiguren angetroffen, jene Teile ausgenommen, welche der intakten Flanke der Wurzel zugekehrt sind. An die provisorische terminale Wurzelhaube setzt sich auch bei *Pisum* ein lateral gelegener Teil an. Unter demselben entsteht die neue Epidermis, welche nach außen treppenartig begrenzt ist, denn ihre äußere Kontur wird einerseits durch Längswände, andererseits durch schräg verzogene Querwände gebildet.

Wie schon erwähnt wurde, sind die Wurzeln von *Cucurbita pepo*, mit denen ebenfalls experimentiert wurde, besonders deshalb interessant, weil in ihnen die Seitenwurzeln sehr früh angelegt werden. Ich habe ja deutlich wahrnehmbare Anlagen schon in einer Entfernung von 0,65 mm hinter dem Vegetationspunkte beobachtet. Wird vielleicht die große Nähe derartiger Anlagen und der Wundfläche einen Einfluß auf die Regeneration ausüben, vielleicht derart, daß durch das Vorhandensein der Wurzelanlagen die Regeneration selbst gehemmt erscheinen wird? Und weiter, wie wird sich bei der Regeneration die Seitenwurzelanlage selbst verhalten, wenn sie in einem sehr frühen Stadium direkt durch den Schnitt getroffen wird? Schon Simon (I) hat sich mit diesen Fragen teilweise beschäftigt. Er kam zum Resultate, daß künstlich hervorgerufene starke Nebenwurzelbildung nicht die mindeste Hemmung im Verlaufe der Regeneration zur Folge hat. Das ist auch bei *Cucurbita* der Fall, soweit die Schnitte in der Zone geführt werden, die noch keine Anlagen von Seitenwurzeln besitzt. Da regeneriert die Wurzel sowohl nach einer vollständigen Dekapitation als auch nach genügend tiefen Quereinschnitten ungefähr so schnell wie *Vicia faba* (Fig. 35). Es

muß allerdings für eine genügend hohe Temperatur (19—21° C.) gesorgt werden.

Es wurde schon angegeben, daß die Regeneration nach seitlichen Einschnitten ähnlich beginnt wie bei *Vicia*. Drei Tage nach der Verwundung ist die neue Spitze im ganzen fertig. Reicht der Einschnitt nur etwa bis zur Hälfte des Pleroms, so wird keine Regeneration ausgelöst. Je nach der Entfernung des Einschnittes von dem Vegetationspunkt wird die Wunde mehr oder weniger vollständig geheilt. Wird dagegen der Einschnitt tiefer geführt, so wird eine Regeneration ausgelöst. Dieselbe geht normal vor sich und erscheint, wie schon hervorgehoben, drei Tage nach der Verwundung im ganzen als abgeschlossen, auch wenn in der nächsten Nähe der neuen Spitze sich Anlagen von Seitenwurzeln befinden. Eigentlich verhält sich die Sache so: Wird der Einschnitt in jener Zone der Wurzelspitze geführt, welche noch keine Wurzelanlagen enthält, so geschieht dieselbe direkt, während der Regeneration geht jedoch noch die Differenzierung von neuen Wurzelanlagen vor sich, so daß drei Tage nach der Verwundung in der nächsten Nähe des neuen Transversalmeristems Wurzelanlagen vorhanden sind. In einem Fall war z. B. die alte Spitze samt der Haube 0,87 mm lang (die Haube selbst war 0,24 mm lang), die jüngste Wurzelanlage war vom Transversalmeristem der neuen Spitze 0,49 mm entfernt. Der Einschnitt wurde über die Mitte des Pleroms geführt, doch war nicht das ganze Plerom durchschnitten. Die alte Spitze hat sich sicher nach der Verwundung noch verlängert. Ähnlich war es in einem andern Fall, wo die alte Spitze 0,93 mm lang war (fast das ganze Plerom war durchschnitten) und wo die jüngste Wurzelanlage vom Transversalmeristem der neuen Spitze nur 0,35 mm entfernt war.

Fig. 35. — Wurzel von *Cucurbita pepo*, 4 Tage nach der Verwundung durch einen Quereinschnitt.

Hingegen geht überhaupt keine Regeneration mehr vor sich, wenn der Einschnitt in jenen Partien (oder in ihrer nächsten Nähe) geführt wird, wo sich schon Anlagen von Seitenwurzeln befinden. Das muß keineswegs mit dem Vorhandensein von Wurzelanlagen in diesen Partien zusammenhängen, es könnte — wie es z. B. bei *Allium cepa* oder selbst bei *Zea Mais* der Fall ist —

überhaupt die regenerationsfähige Zone bei *Cucurbita* relativ kurz sein. Bemerkenswert ist auch, daß, wenn irgend eine Seitenwurzelanlage durchschnitten wird, dieselbe nicht regenerierte; im Gegenteil beteiligten sich ihre Zellen, die in der Nähe der Wundfläche sich befanden, an der Callusbildung. So war z. B. keine Regeneration an einer Wurzel zu beobachten, welche durch einen über die Mitte des Pleroms geführten Einschnitt etwa 0,75 mm hinter dem Transversalmeristem verwundet wurde. An der oberen Wundfläche war eine unbedeutende Callusbildung zu beobachten, an der auch die Elemente der durchschnittenen Wurzelanlagen teil nahmen. Die alte Spitze war (drei Tage nach der Verwundung) 1,3 mm lang (ihre Haube 0,22 mm), in ihr war 0,78 mm vom Transversalmeristem entfernt die jüngste Wurzelanlage vorhanden. Es muß auch hervorgehoben werden, daß nicht einmal eine partielle Regeneration in diesem Falle vor sich gegangen war. Wenn daher überhaupt das Vorhandensein von Seitenwurzelanlagen einen hemmenden Einfluß auf die Regeneration bei *Cucurbita pepo* ausübt, so kann sich derselbe bloß auf die sog. partielle Regeneration beziehen. Doch ist, wie schon erwähnt wurde, auch die Erklärung möglich, daß überhaupt bei *Cucurbita* die regenerationsfähige Zone der Wurzelspitze relativ kurz ist.

Bei *Lupinus albus* wird bloß dann eine Neubildung der Wurzelspitze ausgelöst, wenn der Quereinschnitt mindestens zwei Drittel des Pleroms durchschnitten hat. Sonst wird bloß ein keilförmiges, gegen das Wundende wachsendes Gebilde entwickelt, die obere Wundfläche wird stark schräg ausgezogen und an ihr unter 2—3 hypertrophierten, plasmaarmen Zellen eine Ersatzepidermis gebildet. Die an die untere Wundfläche angrenzenden Zellen verlängern sich callusartig, und es tritt keine weitere Neubildung auf. Wird jedoch der Schnitt tiefer geführt, so wird die Bildung einer neuen Wurzelspitze ausgelöst. Dieselbe beginnt wieder mit der Ausbildung einer provisorischen Wurzelhaube, in deren Zellen sich Statolithenstärke entwickelt. Die Haube besteht aus nicht so stark verlängerten Zellen, wie bei *Vicia*, ihr zentraler Teil, der später zur Columella wird, entsteht ausschließlich aus dem Plerom, das Periblem gibt nur lateralen Teilen der Haube Ursprung. Die Bildung einer neuen Spitze geht bei *Lupinus* langsamer vor sich als bei *Vicia*, denn das Transversalmeristem ist hier drei Tage nach der Verwundung noch nicht differenziert. Es entsteht jedoch, das sei schon bei dieser Gelegenheit erörtert, an der Grenze zwischen dem Callus

(prov. Wurzelhaube) und dem Meristem des Wurzelkörpers als eine quer verlaufende Zone von ziemlich niedrigen, stark sich teilenden Zellen. Auch in der intakten Wurzel bildet das Transversalmeristem eine ebene, quer verlaufende Zone, welche daher auch am Längsschnitt nicht bogenförmig erscheint. Im zentralen Teile des Transversalmeristems stehen die Querwände der Zellen senkrecht auf der Längsachse der Wurzel, an der Peripherie sind dieselben ein wenig schräg gestellt. Ich konnte bei der Neubildung der Spitze nach Quereinschnitten beobachten, daß diese schräg gestellten Zellwände früher erscheinen als die auf die Längsachse senkrecht gestellten. Das Transversalmeristem erscheint zunächst in einigen Fällen in den mittleren Teilen des Pleroms, um sich von da zu verbreiten. Erst bei späterem Wachstum der neuen Spitze erscheinen die Querwände der peripheren Zone des Transversalmeristems schräg gestellt.

Die neue Epidermis wird bei *Lupinus*, je nachdem der Schnitt ganz dicht hinter dem Transversalmeristem oder in größerer Entfernung von demselben geführt wurde, in verschiedener Weise angelegt. Im ersten Falle so, wie es Simon (I) für die direkte Regeneration der Wurzelspitze von *Zea Mais* angibt, im zweiten Falle so, wie es derselbe Autor für die partielle Regeneration beschreibt. Doch kann man hier Übergänge von einer zur anderen Art finden. Dieselben bestehen darin, daß in bestimmten Fällen die Epidermis in der inneren Rinde nach außen durch Querwände (die allerdings schräg verzogen sind), in der äußeren jedoch auch durch Längswände begrenzt wird. Auf diesen Teil der neuen Epidermis ist dann auch das treppenartige Aussehen der Epidermis beschränkt.

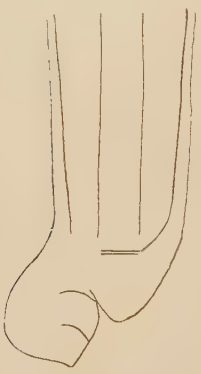


Fig. 36. — Angeschnittene Wurzel von *Ricinus zanzibariensis*, drei Tage nach der Verwundung.

Schließlich wurden noch ähnliche Versuche mit *Ricinus zanzibariensis* angestellt. Die Wurzeln befanden sich in einem Warmhause bei einer Temperatur von etwa 23—26 ° C. Nach seitlichen Quereinschnitten, welche mehr als die Hälfte des Pleroms durchdrungen haben, werden hier ziemlich rasch an den oberen Wundflächen neue Wurzelspitzen angelegt, welche drei Tage nach der Verwundung im großen und ganzen völlig ausgebildet sind (Fig. 36). Auch hier muß zwischen direkter und partieller Regeneration unter-

schieden werden. Die direkte, bei welcher sich alle Gewebearten der Wundfläche direkt an der Bildung der neuen Spitze beteiligen, geht dann vor sich, wenn der Einschnitt dicht hinter dem Vegetationspunkt geschehen ist.[1]) Wurde derselbe jedoch in größerer Entfernung von der Spitze (1,5—2 mm) geführt, so wird die Spitze durch partielle Regeneration neu gebildet.

Wir wollen zunächst die direkte Regeneration beschreiben. Nach der Verwundung erscheint bald an der Wundfläche ein durch das stärkere Wachstum der Pleromelemente entstandener Höcker, welcher am dritten Tage kuppenförmig wird. Gleichzeitig wird die

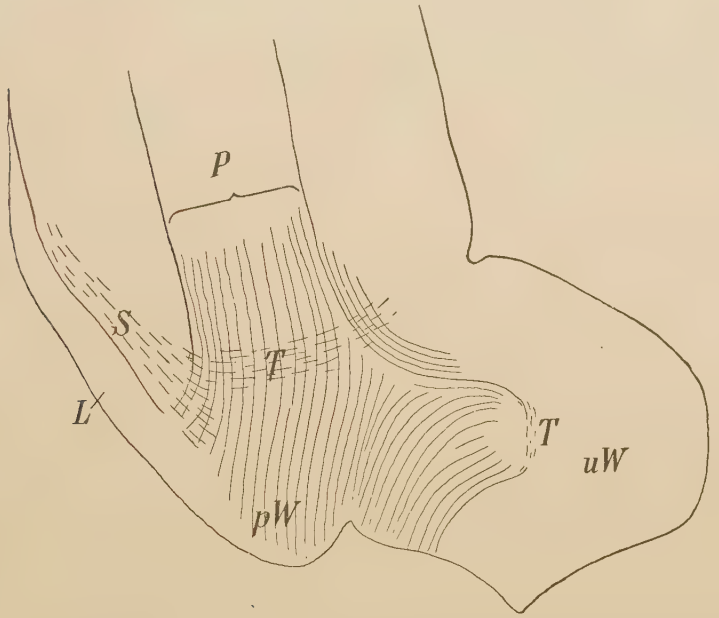


Fig. 37. — Längsschnitt durch eine Wurzel von *Ricinus zanzibariensis*, welche vor 3 Tagen durch einen Quereinschnitt verwundet wurde.

Wundfläche im äußeren Periblem in die Länge verzogen, denn die peripheren Elemente bleiben im Wachstum im Vergleiche mit dem Plerom stark zurück. Die provisorische Wurzelhaube besteht hier aus einem lateralen Teile (Fig. 37, *L*), welcher aus dem Periblem

[1]) Der Bau der Wurzelspitze von *Ricinus zanzibariensis* ist demjenigen der untersuchten Leguminosen nicht unähnlich. Die lateralen Teile der Haube werden durch das Dermatogen gebildet. Die periklinen Zellwände bilden in diesen Partien bogenförmige Linien. Für das Plerom und die Columella der Wurzelhaube gibt es ein gemeinsames Transversalmeristem. Einzelne Längs-

entsteht und hier ziemlich mächtig ist (aus 5—9 Zellschichten besteht), und weiter aus einem zentralen Teile (*p W* Fig. 37), welcher ebenfalls viel mächtiger ist als in den bisher beschriebenen Fällen. So besteht der zentrale Strang der provisorischen Wurzelhaube bei der in Fig. 37 dargestellten Wurzel aus 24 Zellreihen. Dieselben nehmen aus dem Plerom ihren Ursprung, wobei zu bemerken ist, daß an ihrer Bildung auch diejenigen Plerom reihen teilnehmen, welche der intakten Seite der Wurzel angehören. Es geschieht dies durch Vermittelung des oben beschriebenen keilförmigen Gebildes, welches eine Übergangsstufe darstellt zur neuen Anordnung der Pleromelemente in der Höhe des Quereinschnittes. Wogegen dieselben früher longitudinal verliefen und so auch nach dem Durchschneiden eines Teiles der Plerom reihen den Zusammenhang zwischen dem Wurzelkörper und der Spitze vermittelten, verlaufen jezt die Reihen so, daß sie alle in die provisorische Wurzelhaube zielen. In ähnlicher Weise verändert sich der Verlauf der Zellreihen in der alten Spitze, also in dem unterhalb des Einschnittes befindlichen Teile der Wurzel, wie das aus Fig. 37 deutlich hervorgeht. Sollte der Verlauf der Zellreihen irgend welche Bedeutung für die Vermittelung einiger physiologischer Vorgänge haben, so könnte man auch hier sagen, daß in dieser Beziehung im Plerom der Zusammenhang zwischen dem Wurzelkörper und der alten Spitze unterbrochen ist. Der Zusammenhang wird bloß durch Zellreihen vermittelt, welche dem Periblem angehören.

Durch das ungleichmäßige Wachstum der Rindenzellen werden an jener Seite, von welcher der Einschnitt geschehen ist, die Querwände schräg verzogen (Fig. 37 *S*). Dies bezieht sich auch auf die peripheren Teile der aus dem Plerom entstandenen Zellreihen der provisorischen Wurzelhaube. Es kommen so die ursprünglichen Querwände parallel zu der schräg ausgezogenen Wundfläche zu liegen. Unter dem lateralen Teile der provisorischen Wurzelhaube

reihen des Pleroms verlaufen als solche durch das Transversalmeristem direkt in die Columella der Wurzelhaube. Es könnte scheinen, daß hier ein Dermatocalyptrogen vorhanden ist, aber der direkte Übergang der zentralen Plerom reihen in die Columella, sowie der Umstand, daß zwischen dem Plerom und dem eventuellen Dermatocalyptrogen keine Grenze zu finden ist, schließen diese Deutung aus. Hingegen fand ich in den meisten Hauptwurzeln von *Ricinus borboniensis* ein Dermatocalyptrogen, seltener gab es auch hier gemeinsame Initialen für die zentralen Reihen des Pleroms und der Columella, ja ich fand ein ähnliches Verhalten auch in einigen Seitenwurzeln erster Ordnung. Bei *Ricinus communis* fand ich meist ein typisches Dermatocalyptrogen.

differenziert sich die neue Epidermis und zwar so, daß ihre äußeren Zellwände von den ursprünglichen Querwänden gebildet werden.

Als weiterer Schritt in der Bildung einer neuen Wurzelspitze ist die Anlage einer Querzone von sich rege teilenden Zellen zu betrachten, die man zunächst als ein Transversalmeristem bezeichnen kann (Fig. 37 *T*). Dasselbe differenziert sich zunächst im Plerom, verbreitet sich jedoch auch in das Periblem, wo es einerseits an die sich differenzierende Epidermis ansetzt, andererseits an der entgegengesetzten Seite einer solchen Anfang gibt. In diesem Transversalmeristem entsteht später im Anschluß an die neue, zuerst an der verwundeten Flanke entwickelte Epidermis eine das Plerom durchquerende Zellschicht, die als Dermatocalyptrogen fungiert, oder es fungiert hier dauernd ein Transversalmeristem. Mit seinen beiden, in das Periblem reichenden peripheren Teilen bildet das Transversalmeristem an einem medianen Längsschnitt einen die provisorische Haube von dem Meristem der neuen Spitze abgrenzenden Bogen. Die schräge Stellung der Zellwände in den nach oben biegenden Teilen des Transversalmeristems kommt, wie ich meine, zunächst durch Zerrung der Querwände zu stande. Denn schon im Plerom läßt sich bei den peripheren Zellreihen eine Abnahme ihrer Wachstumsintensität im Vergleiche mit den axial gelegenen wahrnehmen und in dem Grade, wie dieses relative Zurückbleiben im Längenwachstum zunimmt, wird auch der Winkel kleiner, den die Querwände mit der Längsachse der Wurzel schließen. Weiter habe ich bemerkt, daß in diesem Stadium die Teilungsfiguren in der inneren Rinde sowie im Perikambium parallel mit der Wurzelachse stehen. Längsteilungen erfahren die Zellen des Perikambiums überhaupt nicht. In anderen Fällen, und zwar eben in solchen, wo die Schrägstellung der Zellwände gering war, kamen ganz deutliche Bogenteilungen vor, und zwar sowohl im Perikambium (Fig. 38), als auch in den demselben anliegenden inneren Periblemreihen. Diese Teilungen entsprechen den von Simon bei *Zea Mais* beobachteten Bogenteilungen.

Fig. 38. Bogenteilungen (bei *X*) im Perikambium einer angeschnittenen Wurzel von *Ricinus zanzibariensis*, 3 Tage nach der Verwundung.

Wie aus Fig. 37 zu ersehen ist, hängt die ursprüngliche Spitze mit dem Wurzelkörper durch zahlreiche lebende Zellen zusammen, und dennoch wird sie zur Seite gekrümmt und aus der Weiter-

entwicklung ausgeschaltet. Die Kern- und Zellteilungen werden in ihr zunächst in der verwundeten Hälfte eingestellt. Hier ist das Periblem aus Zellen zusammengesetzt, welche sehr plasmaarm und ohne Teilungen sind, wogegen an der anderen Seite die Zellen noch plasmareich (vom meristematischen Aussehen) sind, sowie hier und da noch Teilungen aufweisen. In der ursprünglichen Haube ist drei Tage nach der Verwundung meist keine Statolithenstärke vorhanden, wogegen sie in der neuen reichlich entwickelt ist.

Wenn der Quereinschnitt das ganze Plerom dicht hinter dem Vegetationspunkt durchschnitten hat, so geht die Neubildung der Spitze in derselben Weise vor sich, wie es eben für Fälle beschrieben wurde, wo der Einschnitt bloß etwas über die Mitte des Pleroms geführt wurde. Doch erscheint dann die ganze alte Spitze schon drei Tage nach der Verwundung sehr plasmaarm und ohne jegliche Teilungen. Es ist noch hervorzuheben, daß die Stadien, welche beiderlei Wurzeln drei Tage nach der Verwundung aufweisen, fast gleich sind, wie aus dem Vergleiche der Fig. 36 und 37 hervorgeht. Es läßt sich nicht genau angeben, in welcher Entfernung von der Spitze der Einschnitt in den bisher besprochenen Fällen geführt wurde, drei Tage nach der Verwundung war jedoch die alte Spitze 0,6—0,7 mm lang. Der Einschnitt wurde in diesen Fällen etwa 0,5 mm hinter der Spitze geführt, was gut mit der eben angegebenen Länge der alten, zur Seite gekrümmten übereinstimmt, da anzunehmen ist, daß sich dieselbe auch nach der Verwundung noch ein wenig verlängert.

Fig. 39. — Angeschnittene Wurzel von *Ricinus zanzibariensis*, 3 Tage nach der Verwundung.

Bei anderen Wurzeln wurde der Einschnitt etwa 0,9—1 mm hinter der Spitze geführt. Die alte Spitze hat dann drei Tage nach der Verwundung 1—1,1 mm gemessen. Auch in diesen Fällen bildete sich eine neue Spitze aus, ihre Neubildung war ebenfalls als direkt zu bezeichnen. Es war jedoch die Anlage der neuen Spitze erst in ihren ersten Anfängen, die provisorische Haube schwach entwickelt (Fig. 39 *p W*), das Transversalmeristem *(T)* noch kaum angedeutet. Die Wundfläche war hingegen beträchtlich schräg verzogen, der laterale Teil der provisorischen Haube mächtig *(L)*. Dennoch handelt es sich auch in diesem Fall

um eine direkte Regeneration, obzwar die äußeren Wände der neuen Epidermis auch durch Längswände der Rindenzellen gebildet werden. Sie schreitet jedoch langsamer vorwärts, als wenn der Einschnitt dem Vegetationspunkt näher geführt wurde.

Wird der Einschnitt in einer noch größeren Entfernung von der Spitze durch das ganze Plerom geführt, so tritt eine partielle Regeneration ein, sie verläuft jedoch anders als bei *Vicia faba*. Sie geht nämlich von der Perikambialzone und den angrenzenden Zellschichten der intakten Wurzelhälfte aus, die Neubildung geschieht daher nicht an der oberen Wundfläche. Ich besitze nur Präparate von Stadien, welche man drei Tage nach der Verwundung trifft, muß mich daher bloß an diese halten. Der Einschnitt wurde etwa 1,5 mm hinter der Spitze geführt, nach drei Tagen ist die alte Spitze 2—2,5 mm lang. Von dem Perikambium der intakten Seite der Wurzel verlaufen zahlreiche Zellreihen direkt oberhalb des Wundendes ungefähr senkrecht auf die Längsachse der Wurzel und bilden eine deutliche Wurzelanlage (Fig. 40 *n. W.*) mit einem Callus, sowie mit einer sich schon differenzierenden Epidermis (Fig. 40 *E*). Verfolgt man den Verlauf der Zellreihen, so kommt man zum Resultate, daß alle zum Perikambium verlaufen, aber es sind nicht alle die neue Wurzelanlage zusammensetzenden Zellen aus demselben entstanden, denn dann wäre ja dieselbe endogen entstanden, was nicht der Fall ist.

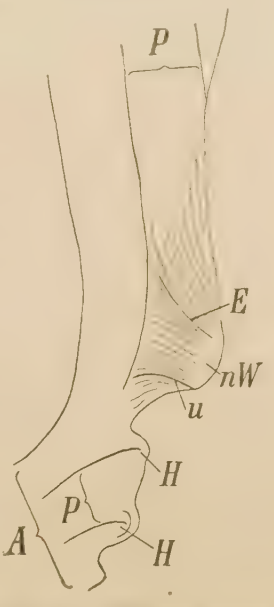


Fig. 40. — Abnorme Regeneration an einer angeschnittenen Wurzel von *Ricinus zanzibariensis*.

Man sieht ja, daß auch die Nachbarreihen des Pleroms eine ähnliche Wachstumsrichtung annehmen und gleichsinnig mit der neuen Wurzelanlage wachsen. Interessant ist, daß bei *Ricinus zanzibariensis* auch an der unteren Wundfläche an der Linie, wo das Perikambium durchschnitten wurde, ein Wulst gebildet wird, welcher an einem medianen Längsschnitt als zwei Höckerchen sich sehen läßt. Dieser Wulst wird nach außen von callusartigen Zellen begrenzt, unter diesen gibt es eine Zone von meristematischen Zellen (Fig. 41), so daß das Ganze den Eindruck der ersten Stadien einer partiellen Regeneration nach einer Dekapitation macht. Doch kommt es an der unteren Wund-

fläche tatsächlich nicht zur Bildung von wirklichen Wurzelspitzen. Schon drei Tage nach der Verwundung enthält der besprochene Wulst keine Teilungsfiguren mehr. Aber es ist nicht zu leugnen, daß die Vorgänge, welche zu seiner Bildung geführt haben, dieselben sind, wie diejenigen, durch welche die partielle Regeneration eingeleitet wird: Es wird an der Grenze zwischen dem Callus und den meristematischen Zellen eine Art Epidermis (*D*) gebildet, deren Außenwände durch die Längs- und Querwände gebildet werden, die Perikambialzellen teilen sich durch Längswände. Zu Bogenteilungen (Simon I, p. 114) kommt es jedoch nicht mehr. Die zentralen Zellreihen des Pleroms nehmen an diesen Vorgängen nicht

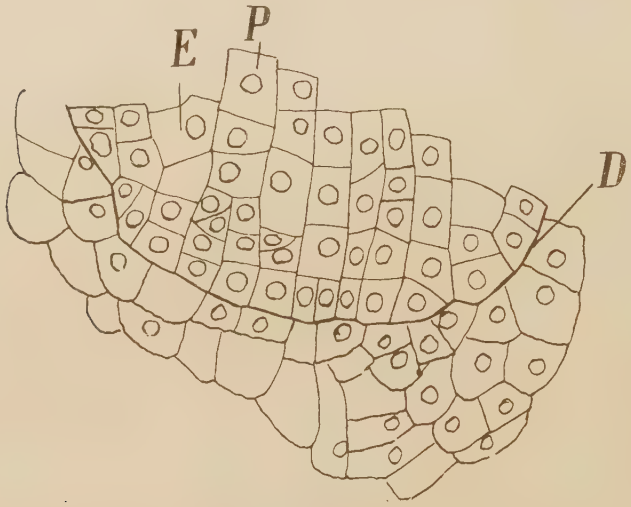


Fig. 41. — Callusbildung an der unteren Wundfläche einer angeschnittenen *Ricinus*-Wurzel.

teil. Sie wachsen schwächer und werden auf eine große Entfernung von der Schnittfläche plasmaarm und callusartig. Es sei noch bemerkt, daß ich bei *Ricinus* die eben besprochene Erscheinung mehrmals beobachten konnte, daß sie jedoch bei den sonst noch untersuchten Pflanzen nicht zum Vorschein kam. Da wurde an der ganzen unteren Schnittfläche eine callusartige Hypertrophie gebildet, die allerdings im Periblem am mächtigsten, im Bereiche des Perikambiums am schwächsten ausgebildet war, irgend welche spezifische Teilungen kamen im Perikambium nicht vor.

Wir wollen nun zu den an *Vicia faba* gemachten Erfahrungen zurückkehren und Verhältnisse beschreiben, die an durch Quereinschnitte verwundeten Wurzeln vier Tage nach der Verwundung zu

beobachten waren. Man kann da am besten sehen, wie die Entfernung des Quereinschnittes von der Wurzelspitze mit der Geschwindigkeit, mit welcher die Regeneration vor sich geht, zusammenhängt. Je näher der Einschnitt dem Transversalmeristem geführt wurde, desto schneller verläuft die Neubildung der Wurzelspitze. Die Geschwindigkeit des Regenerationsvorganges ist jedoch unabhängig von der Tiefe des Einschnittes, welche wieder auf den Modus der Neubildung Einfluß hat. Die Entfernung des Einschnittes von der Wurzelspitze entscheidet ähnlich wie bei einer völligen Dekapitation, ob durch eine direkte oder partielle Regeneration die neue Spitze zu Stande kommt. Diese geht langsamer vor sich als jene, obzwar die Unterschiede nicht allzu groß sind.

Fig. 42. — Angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 4 Tage nach der Verwundung.

Wird der Quereinschnitt in der Höhe des Transversalmeristems oder dicht hinter demselben geführt, so ist vier Tage nach der Verwundung die neue Spitze völlig ausgebildet, obzwar an jener Seite, wo sie der alten Spitze anliegt, eine neue Epidermis nicht differenziert ist. Der Teil, wo der Zusammenhang besteht, gehört jedoch eigentlich schon zu der provisorischen Wurzelhaube (Fig. 42). Es ist ein deutliches Transversalmeristem vorhanden, an welches im Periblem schräg gestellte Zellwände ansetzen, so daß die provisorische Wurzelhaube (die jedoch bei *Vicia*, wie auch Simon angibt, nicht abgestoßen wird) durch eine bogenförmig verlaufende Zone von dem Wurzelmeristem abgegrenzt erscheint. Die schräge Stellung der Querwände in den peripheren Teilen dieser Zone läßt sich durch Zerrung durch das vom Zentrum zur Peripherie der Wurzel abnehmende Längenwachstum der Zellschichten erklären. Längs- und Bogenteilungen im Perikambium habe ich nicht beobachten können.

Die alte Spitze sitzt, wie eben angegeben wurde, eigentlich der provisorischen Haube an. In diesem Fall wird sie jedoch später abgeworfen. Es bilden sich an der Grenze zwischen der Haube und der alten Spitze große, hypertrophierte Zellen aus, und zwar beginnt ihre Bildung in dem Winkel zwischen der alten und neuen Spitze (Fig. 42 *H*) und schreitet von hier aufwärts. Die großen Zellen lösen sich dann von der Haube ab (wie es überhaupt ihre peripheren Zellen tun) und es wird dabei auch die alte Spitze ganz abgeworfen. Sie stirbt dann allmählich ab.

Wir sehen also, daß hier eine wirkliche Trennungsschicht differenziert wird, welche das Abstoßen der ursprünglichen Spitze erleichtert. Allerdings läßt sich das nicht bei allen Wurzeln beobachten, besonders nicht bei jenen, wo aus der alten Spitze in die neue meristematische Zellreihen verlaufen.

Wenn der Einschnitt in größerer Entfernung vom Transversalmeristem geführt wird, die jedoch etwa 0,8 mm nicht übersteigt, so erfolgt ebenfalls noch eine direkte Neubildung der Spitze. Je nach der Tiefe des Einschnittes ist die Art der Ausbildung dieser neuen Spitze verschieden.

Bei der in Fig. 43 schematisch dargestellten Wurzel war die alte, zur Seite gekrümmte Spitze 0,67 mm lang. Der Einschnitt reichte etwa bis zur Mitte des Pleroms. Jetzt erscheint die untere Wundfläche (*uW*) viel kleiner, als sie ursprünglich war, doch darf man nicht vergessen, daß seit der Verwundung sich dieselbe durch die Ausbildung des keilförmigen Gebildes, sowie später der provisorischen Wurzelhaube in ihrer Ausdehnung beträchtlich verändert hat. Es bildet sich nämlich die provisorische Wurzelhaube nicht nur aus der oberen, sondern auch aus einem Teil der unteren Wundfläche. So ist aus der Fig. 43 zu ersehen, daß die provisorische Wurzelhaube durch das Periblem der oberen und das Plerom dieser, sowie auch der unteren Wundfläche gebildet wird. Dies wird dadurch ermöglicht, daß die Zellreihen der alten Spitze in der Höhe des Einschnittes dieselbe Wachstumsrichtung annehmen, wie diejenigen des regenerierenden Wurzelkörpers. An der Grenze zwischen der provisorischen Wurzelhaube, welche infolge der Teilnahme so vieler Zellschichten an ihrer Bildung hier sehr mächtig ist, entsteht ein Transversalmeristem (Fig. 43, *T*), welches sich bis in die nach

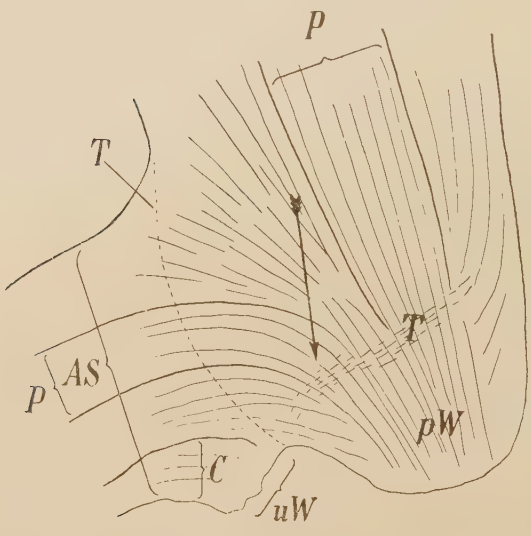


Fig. 43. — Angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 4 Tage nach der Verwundung.

außen in die provisorische Haube gebogenen Zellreihen der alten Wurzelspitze erstreckt. Die alte Spitze ist in ihrem größten Teile noch meristematischen Charakters, d. h. ihre Zellen sind relativ plasmareich, die Kerne groß und chromatinreich. Bloß jener Teil, welcher unter dem noch jetzt bestehenden Reste der Wundfläche liegt (Fig. 43 *C*), welcher also aus Zellreihen besteht, die mit dem Wurzelkörper nicht zusammenhängen, wird durch sehr plasmaarme Zellen mit kleinen Kernen gebildet. In diesen Zellen ist auch keine Teilung mehr zu beobachten. Hingegen gibt es in den übrigen Teilen der alten Wurzelspitze noch hier und da Teilungen, besonders reichlich kommen dieselben in dem der neuen Spitze anliegenden Teile vor, welcher in Fig. 43 durch die punktierte Linie *T* von den übrigen Teilen der alten Wurzelspitze abgegrenzt ist.

Die provisorische Wurzelhaube enthält zahlreiche leicht bewegliche Stärkekörner, die Kerne verhalten sich ebenfalls wie spezifisch schwerere Körperchen. Wird die Wurzel aus ihrer Ruhelage verschoben, so erscheinen in den Statocyten starke Plasmaansammlungen. In der alten Haube gibt es keine Spur von Stärke. Auch sind in derselben keine Plasmaansammlungen zu sehen. Die Kerne bewegen sich jedoch in den Zellen der Columella prompt wie spezifisch schwerere Körperchen. Ihre Bewegung ist daher von dem Vorhandensein der Stärkekörner absolut unabhängig.

Das Fehlen der Stärke in der Haube der alten Spitze ist in diesem Falle besonders darum bemerkenswert, weil doch die alte Spitze mit der neuen durch einen großen Teil ihres Querschnittes zusammenhängt, wir können behaupten, daß die Fläche des Zusammenhanges wenigstens zwei Drittel des ganzen Querschnittes beträgt, und doch wird die alte Spitze durch eine Neubildung ersetzt und in ihrer Haube verschwindet alle Stärke. Da ist zu betonen, daß außer ein paar peripheren Periblemschichten und des Dermatogens keine Zellreihe aus dem Wurzelkörper in die neue Spitze direkt verläuft, im Gegenteil, die meisten Zellreihen der alten Spitze sowie des Wurzelkörpers ziehen in die neue Spitze. Wenn man nach dem anatomischen Bild urteilt, so erscheint die alte Spitze als des strukturellen Zusammenhanges mit dem Wurzelkörper beraubt. Es könnte sein, daß der Verlauf der Zellschichten und Zellreihen auch auf die vorwiegenden Leitungsbahnen der plastischen Stoffe, sowie auf die Wege der korrelativen Beziehungen der Organe hinweist, und dann wäre es begreiflich, daß Organe, wenn durch äußere Eingriffe der Verlauf der Zellreihen und folglich

auch der Leitungsbahnen tiefgreifend umgestaltet wird, aus dem weiteren Entwicklungsgange ausgeschaltet werden.

Wenn der Einschnitt ungefähr drei Viertel des Pleroms durchschnitten hat, so ist die provisorische Wurzelhaube schwächer, da an ihrer Bildung die alte Spitze, d. h. die unter dem Einschnitte befindlichen Zellreihen der intakten Seite nicht teilnehmen. Sie biegen zwar auch ein wenig zur neuen Spitze aus (Fig. 44), aber sie tragen höchstens zur Bildung der lateralen Teile der neuen Haube bei.

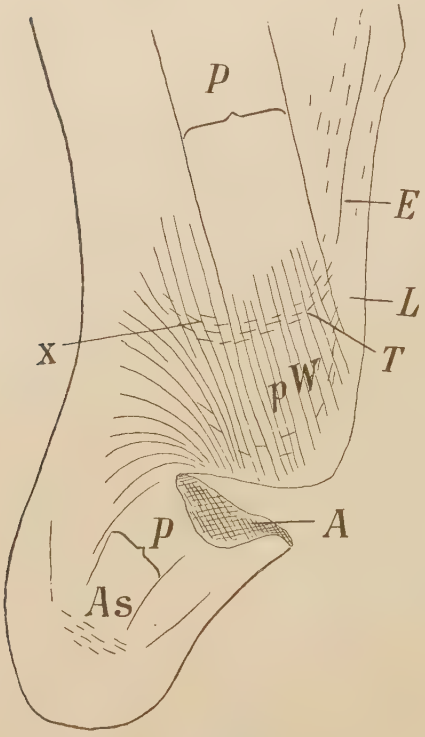


Fig. 44. — Angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 4 Tage nach der Verwundung.

Die Wundfläche ist beträchtlich verzogen und mit einem Beleg von callusartigen Zellen versehen, unter denen sich die neue Epidermis (*E*) differenziert. Sie wird nach außen durch Querwände, die jedoch schräg verzogen wurden, begrenzt. Die provisorische Haube wird vom Wurzelmeristem durch ein Transversalmeristem getrennt, das aus dem Plerom in die Rinde sich verbreitet und so entsteht eine bogenförmige Zone, in welcher die schräg gestellten peripheren Zellwände, wie ich meine, meist nicht in dieser schrägen Richtung angelegt wurden, sondern durch ungleichmäßiges Wachstum in dieselbe erst nachträglich gebracht wurden. Im Perikambium kamen keine Längsteilungen vor, hingegen waren in demselben an der Seite, von welcher die Wurzel angeschnitten wurde, einige Bogenteilungen zu beobachten. An der anderen Seite kamen im Perikambium bloß Querteilungen vor, wobei die Scheidewände senkrecht auf die Längsachse der Wurzel zu stehen kamen. Schräg gestellte Querwände waren an dieser Seite bloß im Periblem zu beobachten (Fig. 44 *x*). An derselben Seite war auch die Differenzierung der neuen Epidermis zu beobachten. Sie erschien

ebenso wie an der entgegengesetzten Seite, ihre äußeren Wände wurden meist durch schräg verzogene Querwände gebildet. Doch ist hervorzuheben, daß sich die neue Spitze durch Bildung einer neuen Epidermis bloß gegen den lateralen Teil der provisorischen Haube abgrenzt, an Stellen, wo der Wurzelkörper mit der alten Spitze durch Zellen zusammenhängt, welche nicht callusartig ausgebildet sind, wird überhaupt keine neue Epidermis differenziert.

Die der unteren Wundfläche anliegenden Zellen sind hypertrophisch verlängert, die tiefer unter denselben liegenden Zellen sind plasmaarm und mit relativ kleinen Kernen versehen. An der anderen Seite, wo die alte Wurzelspitze mit dem Wurzelkörper zusammenhängt, sind die Zellen plasmareicher, obzwar doch nicht so plasmareich wie die meristematischen Zellen der neuen Spitze. In der ganzen alten Spitze gibt es keine einzige Teilungsfigur, die Haube enthält keine Stärkekörner, auch weist dieselbe keine Plasmaansammlungen auf. Die Kerne verhalten sich immer noch wie spezifisch schwerere Körperchen. Die provisorische Wurzelhaube enthält reichliche Statolithenstärke.

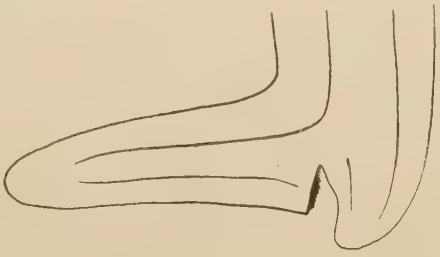


Fig. 45. — Angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 4 Tage nach der Verwundung.

In den bisher besprochenen Fällen war die alte Spitze 0,65 bis 0,72 mm lang. Der Einschnitt wurde, wie schon erwähnt, etwa 0,5 mm hinter der Spitze geführt. In allen diesen Fällen war die alte Spitze sicher aus dem weiteren Entwicklungsgange der Wurzel ausgeschlossen. Denn sie enthielt keine oder spärliche Teilungen, auch erscheint sie in einigen Fällen schon jetzt bloß durch callusartige Zellen mit dem Wurzelkörper verbunden, so daß sie mit der Wurzel so lose zusammenhängt, wie etwa die äußeren Zellen der Wurzelhaube.

Es kommen jedoch auch angeschnittene Wurzeln vor, welche eine neue Spitze entwickelt haben, bei welchen jedoch die alte Spitze sich ebenfalls weiter entwickelt. So war in einem speziellen Fall (Fig. 45) die alte Spitze 1,9 mm lang, die neu entwickelte bloß 0,52 mm. Da nun diese Wurzel zu jenen gehört, welche etwa 0,5 mm hinter der Spitze verwundet wurden, da weiter die neue Spitze durch eine direkte Regeneration entstanden ist, muß angenommen werden, daß neben der vor sich gehenden Bildung

einer neuen Spitze auch die alte weiter wächst. Beide Wurzelspitzen enthalten etwa gleich zahlreiche Teilungsfiguren, beide enthalten in ihren Hauben Statolithenstärke, obzwar sie hier in geringerer Menge vorhanden ist als in normalen Hauben intakter Wurzeln. Wir haben hier einen Fall, in welchem durch den Einschnitt, welcher etwa zur Mitte des Pleroms geführt wurde, die Bildung einer neuen Spitze ausgelöst wurde, ohne daß die alte Spitze aus dem weiteren Entwicklungsgange ausgeschaltet wäre. Das weitere Schicksal solcher Wurzeln ist nicht immer dasselbe. Entweder stellt die neue Spitze nach ihrer Ausbildung ihr Weiterwachstum ein und es wächst bloß die alte Spitze, oder beide Spitzen wachsen etwa gleich mäßig, wodurch die eben erwähnten gabelförmig geteilten Wurzeln zu Stande kommen.

Wird der Einschnitt in einer größeren Entfernung (0,9—1,3 mm) von der Spitze geführt, so wird nicht mehr eine direkte, sondern eine partielle Regeneration ausgelöst. Es entsteht an der oberen Wundfläche eine neue Spitze, welche entweder die alte Spitze ersetzt, oder nach einer gewissen Zeit ihre Weiterentwicklung einstellt.

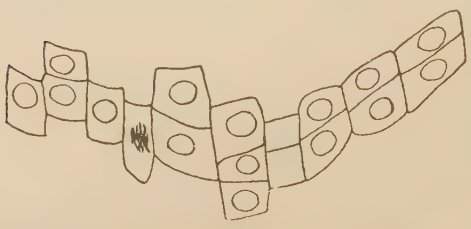


Fig. 46. — Transversalmeristem einer angeschnittenen Wurzel von *Vicia faba*, 4 Tage nach der Verwundung.

Vier Tage nach der Verwundung ist schon in solchen Anlagen der neuen Wurzelspitzen ein deutliches Transversalmeristem entwickelt (Fig. 46). Dasselbe verläuft bogenförmig an der Grenze zwischen der provisorischen Wurzelhaube und dem Meristem. Das Meristem wird hier durch 8—9 innerste Rindenschichten, durch 9—10 periphere Plerom-schichten und natürlich auch das Perikambium gebildet. Dieses hat sich unterdessen durch Längsteilung in zwei Schichten gespaltet, ebenso erscheinen Längsteilungen der Zellen in der inneren Rinde sowie im Plerom. Durch dieselben wird die Wurzelspitze allmählich dicker, obzwar sie, das sei schon jetzt hervorgehoben, niemals den Durchmesser der ursprünglichen Wurzelspitze erreicht. Das Transversalmeristem halbiert zunächst die Anlage der neuen Wurzelspitze, durch reichlichere Teilung der Plerom-elemente kommt es später mehr peripher zu liegen. Wie kommt nun das bogenförmig verlaufende „Transversalmeristem“ zu Stande? An der Grenze zwischen dem Meristem und der callus-

artigen Wurzelhaube erscheint durch mehrere aufeinander folgende Querteilungen eine Zone von kurzen Zellen. Dieselbe erscheint zunächst etwa in der Gegend, wo das Perikambium verläuft, die Scheidewände stehen senkrecht auf die Längsachse der Wurzel. Befindet sich jedoch das Perikambium an der Peripherie der Anlage, so erscheinen in demselben schräg gestellte oder bogenförmige Teilungen, wie dieselben Simon für *Zea Mais* beschreibt. An dieses Transversalmeristem schließen sich dann niedrige, mit schrägen Querwänden versehene Zellen einerseits im Plerom, andererseits in den inneren Rindenzellen. Ich habe in denselben keine Teilungsfiguren gesehen, welche zur direkten Bildung so schräg gestellter Querwände führen könnten (dagegen zahlreiche Längsteilungen mit senkrecht auf den Verlauf der schrägen Wände stehenden Scheidewänden), daher ich der Meinung bin, daß die schräge Stellung dieser Zellwände durch Zerrung zu Stande gekommen ist. Denn es tritt hier auffallend die Erscheinung hervor, daß die äußeren Periblem- sowie die zentralen Pleromreihen im Längenwachstum stark zurückbleiben. Doch muß zugestanden werden, daß da, wo ungleich starkes Wachstum zu einer solchen Stellung der Querwände nicht hinreicht, direkt durch entsprechende Stellung der Teilungsfigur die Scheidewand in der schrägen Richtung ausgebildet wird. So fand ich in der besprochenen Anlage, daß in der Nähe der zentralen Pleromreihen die Querwände sich direkt in solcher Richtung ausbildeten, daß sie an das bogenförmig verlaufende Meristem ansetzten.

Die neue Epidermis wird hier ziemlich tief differenziert, da der laterale Teil der provisorischen Wurzelhaube sehr mächtig ist. Er wird nämlich durch 8—10 Zellschichten gebildet. Die neue Epidermis wird nach außen treppenartig begrenzt und schließt an die ursprüngliche Epidermis der Wurzel an.

In der neuen Haube gibt es schon Statolithenstärke, obzwar dieselbe in geringerer Menge vorhanden ist als in den Hauben intakter Wurzeln. In den Statocyten gibt es Plasmaansammlungen, auch wenn sich die Wurzel in ihrer Ruhelage befindet. Noch schwächer ist die Stärkemenge in der Haube der ursprünglichen Spitze entwickelt, in den Statocyten gibt es Plasmaansammlungen. Die alte Spitze befand sich allerdings in horizontaler Lage. Sie enthielt ziemlich viele Teilungsfiguren, und zwar auch an jener Seite, von welcher der Einschnitt geschehen ist.

Eine ähnliche Wurzel ist in Fig. 47 dargestellt. Bei ihr wurde der Einschnitt ein ganz wenig über die Mitte des Pleroms geführt, es hat sich an der oberen Wundfläche eine neue Spitze gebildet. Sie ist allerdings dünner als die ursprüngliche Spitze, aber sie enthält zahlreiche Teilungsfiguren und ist sicher im Wachstum begriffen. In ihrer Haube ist Statolithenstärke vorhanden. Auch die alte Spitze, welche hier 3,2 mm lang ist, enthält zahlreiche Teilungsfiguren, in ihrer Haube ist ebenfalls Statolithenstärke (obzwar in geringer Menge) vorhanden. Die alte Spitze wächst fast vertikal abwärts, die neue ist schwach positiv geotropisch gekrümmt. Es kann behauptet werden, daß in einem solchen Falle in nächster Zeit die neue Spitze ihr Wachstum einstellen und die alte Spitze ihre ursprüngliche Rolle wieder übernehmen würde. Es wird hier also die Bildung einer ganz unnützen neuen Spitze durch den Einschnitt ausgelöst.

Fig. 47. — Angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 4 Tage nach der Verwundung.

Bei anderen Wurzeln wurde der Einschnitt (1 mm hinter der Spitze) etwa bis zum Perikambium der entgegengesetzten Seite geführt. Auch dann wurde eine neue Spitze an der Seite, von welcher der Einschnitt geschehen ist, angelegt. Offenbar geht unter solchen Umständen die Regeneration etwas langsamer vor sich, da bei den untersuchten Wurzeln das Transversalmeristem eben erst angelegt wird. Im Perikambium erschienen da häufiger Bogenteilungen. Aber noch häufiger waren dieselben im Plerom, sowie in den inneren Rindenschichten zu beobachten, was gut begreiflich ist, denn das Perikambium halbiert ungefähr die Wurzelanlage, und die Bogenteilungen haben besonders für die Abgrenzung des Meristems an der Peripherie der Anlage Bedeutung. Die alte Spitze war 1,6 mm lang, enthielt äußerst spärliche Teilungsfiguren, in ihrer Haube war keine Stärke zu beobachten.

Wenn der Einschnitt in einer noch größeren Entfernung von der Spitze geführt wurde, oder wenn er zu wenig tief eingedrungen ist, so wurde keine Neubildung der Spitze ausgelöst. An der oberen Wundfläche wird zwar ein Callus entwickelt, der zunächst mit der provisorischen Wurzelhaube übereinzustimmen scheint, aber es wird in demselben keine Stärke abgelagert (wenigstens nicht in den von

mir beobachteten Fällen), es wird folglich in demselben auch keine Statolithenstärke erscheinen können. Auch die Kerne werden nicht beweglich, es erscheinen auch keine Plasmaansammlungen. Das bezeugt, daß sich die in der provisorischen Wurzelhaube differenzierenden Statocyten durch spezifische Eigenschaften auszeichnen. Die Differenzierung eines Statocytenkomplexes geht der Neubildung einer Wurzelspitze voraus. Ihr folgt das Auftreten eines Transversalmeristems an der Grenze zwischen der Callushypertrophie (= provisorische Haube) und den meristematisch gebliebenen Zellen. Es befindet sich oberhalb des callusartigen Gebildes auch in den Fällen, wo keine neue Spitze angelegt wird, ein Meristem, dessen Zellen besonders in der Umgebung des Perikambiums plasmareich sind, aber es wird hier kein Transversalmeristem gebildet, das Perikambium weist keine Längsteilungen auf, Bogenteilungen erscheinen überhaupt nicht.

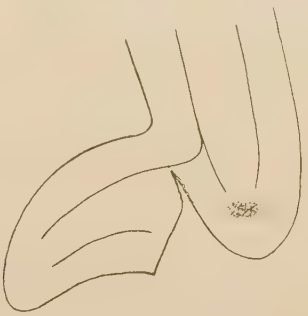


Fig. 48. — Angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 5 Tage nach der Verwundung.

Fünf Tage nach der Verwundung sind die neuen Wurzelspitzen da, wo sie überhaupt auf die Dauer die ursprüngliche Spitze ersetzen sollen, schon deutlich ausgestaltet und verlängert (1—2,5 mm lang), doch sind sie im allgemeinen dünner als der Wurzelkörper oberhalb des Einschnittes. Fig. 48 stellt eine Wurzel dar, welche fast bis zum Perikambium der entgegengesetzten Seite angeschnitten wurde. Die alte Spitze ist zur Seite gekrümmt, die neue hat ihre Stellung vollkommen eingenommen. Sie besitzt an ihrem ganzen Umfang eine neue Epidermis und ein vollständiges, geschlossenes Plerom. Dasselbe hat sich aus den Elementen des ursprünglichen Pleroms entwickelt, welches, wie aus dem Verlauf der Zellreihen zu ersehen ist, auch zur Bildung des Periblems und der lateralen Teile der provisorischen Wurzelhaube an dieser Seite beigetragen hat. Die alte Spitze hängt mit dem Wurzelkörper noch durch zahlreiche meristematische Zellen, die meist dem Periblem angehören, zusammen, ihre Zellen sind noch relativ plasmareich, besonders in der intakten Hälfte. Wurde der Schnitt durch das ganze Plerom geführt, so erscheint die Wurzelspitze aus Zellen zusammengesetzt, welche äußerst plasmaarm sind und keine Teilungsfiguren enthalten. Das Verbindungsstück zwischen der alten und

neuen Spitze kann ebenfalls aus plasmaarmen, callusartigen Zellen bestehen, die in die lateralen Teile der Wurzelhaube übergehen (Fig. 49 *U*). Man kann auch Übergangsstadien finden, wo der Wurzelkörper mit der alten Spitze nur noch durch einen ganz dünnen Streifen meristematischer Zellen zusammenhängt (Fig. 50 *M*) und wie sich von dem Ende des Einschnittes die callöse Umbildung allmählich verbreitet (Fig. 50 C_1), bis die Verbindung ganz aus hypertrophierten Zellen besteht, und die alte Spitze mit den lateralen, äußeren Teilen der Haube allmählich abgeworfen wird.

Ich will noch einige spezielle Fälle beschreiben, welche von dem soeben geschilderten Typus in dieser oder jener Hinsicht abweichen. Wenn der Schnitt dicht hinter dem Transversalmeristem und bloß etwa bis zur Hälfte des Pleroms geführt wurde, so hängt die alte Wurzel mit der neuen noch durch zahlreiche meristematische Elemente zusammen, es gibt in ihr auch noch einige Teilungsfiguren, ihre Zellreihen wachsen jedoch in der Nähe des Einschnittes gleichsinnig mit denen der neuen Spitze. An der intakten Seite der neuen Wurzelspitze ist eine neue Epidermis völlig differenziert, das Periblem ist hier (weil mehrere Zellschichten dem lateralen Teile der provisorischen Wurzelhaube zugefallen sind) schwach entwickelt, wogegen es an der intakten Seite beträchtlich stärker ist. Man sieht ungefähr solche Verhältnisse, wie sie in Fig. 43 dargestellt sind. In beiden Hauben gibt es Statolithenstärke und eventuell auch Plasmaansammlungen. Die neue Spitze ist somit in solchen Fällen eigentlich nicht vollständig ausgegliedert, denn an einer Seite hängt sie bis zur Haube mit der alten zusammen. Den Anfang einer definitiven Ausgliederung habe ich an einigen Wurzeln beobachten können. Die neue Spitze beginnt an der Seite, von welcher die Wurzel angeschnitten wurde, stark zu wachsen, später tritt dies auch an der intakten Seite auf, wo sich

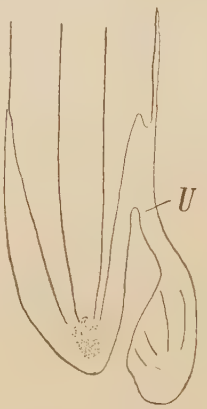


Fig. 49.

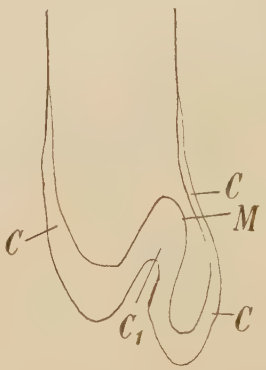


Fig. 50.

Angeschnittene Wurzeln von *Vicia faba*, 5 Tage nach der Verwundung.

interkalar, zwischen der provisorischen Haube und der Insertion der alten Spitze unter ein paar hypertrophierten Zellschichten eine neue Epidermis differenziert. Dieselbe wird nach außen sowohl durch verzogene Quer- als auch durch Längswände begrenzt. In diesem Stadium ist die neue Spitze etwas einwärts (zur alten Spitze) gekrümmt (Fig. 51). Wenn der Einschnitt bloß etwas über die Mitte des Pleroms geführt wurde, so erscheint die neue sich ausgliedernde Spitze unvollständig, sie entbehrt an der der alten Spitze zugekehrten Seite einer gegen das Plerom abgegrenzten Rinde. Denn die Zellreihen dieser Seite sind eigentlich pleromatischen Ursprungs. Erst später wird auch hier der Zentralzylinder geschlossen, und zwar dadurch, daß sich hier eine Rinde von den axilen Reihen durch eine perikambiale Schicht abgrenzt. Es geschieht dies also lediglich durch eine innere Differenzierung, nicht vielleicht durch gegenseitiges Verschieben der Zellen.

Fig. 51. — Angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 5 Tage nach der Verwundung.

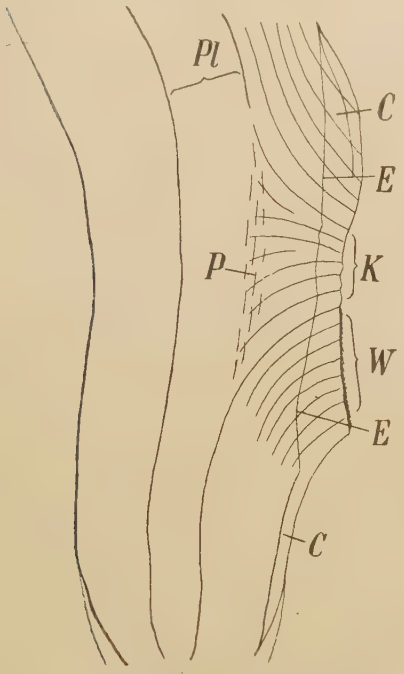


Fig. 52. — Angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, welche die Wunde geheilt hat.

Wir haben schon oben Fälle angeführt, wo nicht genügend tief geführte Einschnitte keine Neubildung einer Spitze veranlaßten, vielmehr bloß Vernarbungsvorgänge zur Folge hatten. Fünf Tage nach der Verwundung hat die Vernarbung schon ihren definitiven Zustand erreicht und es ist merkwürdig, daß durch dieselbe eine wirklich vollständige Heilung der Wunde zu Stande gebracht werden kann. In Fig. 52 ist ein medianer Längsschnitt durch eine vor fünf Tagen angeschnittene Wurzel dargestellt. Wie man sieht, hat an der Vernarbung den größten Anteil das keilförmige

Gebilde *(K)*, welches hier so stark entwickelt ist, daß die untere Wundfläche *(W)* parallel mit der Längsachse der Wurzel zu liegen kommt, und auch das keilförmige Gebilde erreicht die Oberfläche der Wurzel, so daß von dem Einschnitt eigentlich nichts mehr zu sehen ist. Unter ein paar äußeren hypertrophierten Zellschichten *(C)* differenziert sich dann eine neue Epidermis *(E)*, und in dem keilförmigen Gebilde differenzieren sich sogar basale, diese Lücke im Plerom ergänzende Zellreihen *(P)* und ein äußerer Teil, der sich an die Rinde anschließt. In diesem Stadium ist die neue Epidermis am schwächsten in dem keilförmigen Gebilde differenziert, sonst wird sie nach außen durch schräg verzogene Querwände begrenzt.

Schließlich wurden noch Wurzeln sieben Tage nach der Verwundung fixiert und untersucht. Auch da lassen sich in den meisten Fällen die alten Spitzen mit der Wurzel in Verbindung treffen. Je nach der Tiefe des Einschnittes ist dieser Zusammenhang noch fest oder nur lose. Ich will wieder nur einige wichtige Fälle hervorheben.

Wurde der Schnitt dicht hinter dem Transversalmeristem und etwa bis zur Mitte des Pleroms geführt, so sitzt die alte Spitze noch seitlich der neuen an, ihre meisten Zellreihen verlaufen in die neue Spitze, die Rinde ist im Wurzelkörper an der intakten Seite viel mächtiger als an der entgegengesetzten Flanke ausgebildet. So wurde dieselbe (an einem medianen Längsschnitt) in einem Fall an dieser Seite durch 9, an der anderen durch 13 Zellreihen gebildet. In der alten Spitze können noch Teilungsfiguren vorkommen, obzwar sie im ganzen spärlich sind. Derartige Wurzeln machen den Eindruck jener, welche in Fig. 43 dargestellt ist. Die alte Spitze ist jedoch meist ein wenig länger, sie mißt z. B. 0,9—1,35 mm. Die neue Haube enthält Statolithenstärke, in der alten gibt es keine solche. Die Kerne sind jedoch leicht beweglich, an den morphologisch unteren Zellwänden der Columellazellen erscheinen schwache, aber deutliche Plamaansammlungen.

Wenn der Einschnitt tiefer als im vorigen Fall geführt wurde, so daß er etwa $^2/_3$ des Pleroms durchdrungen hat, so ist die neue Spitze deutlich ausgegliedert, die alte sitzt ihr in einer größeren Entfernung vor dem Transversalmeristem an. Diese Entfernung betrug z. B. bei der in Fig. 53 am Längsschnitt dargestellten Wurzel 1,4 mm. Die Zellreihen der intakten Hälfte der alten Spitzen verlaufen in die neue Spitze und es ist in dieser ganz deutlich ein vollständiges geschlossenes Plerom zu unterscheiden, und dazu verlaufen in der

Rinde an der dem Einschnitt zugekehrten Seite noch Plerom-elemente (*Pl*), welche sich in die alte Spitze verfolgen lassen. Daher ist an dieser Seite die Rinde auch beträchtlich mächtiger als an der anderen. Soweit sich jedoch aus Erfahrungen, die an anderen Wurzeln gemacht wurden, schließen läßt, werden derartige Wurzelspitzen im weiteren Entwicklungsgange wieder radiär. Ich untersuchte eine neue nach einem seitlichen Quereinschnitte entstandene Wurzelspitze, an welcher 3 mm hinter dem Transversalmeristem die alte Spitze saß. Dicht unter der Insertion der alten Spitze war die neue Spitze stark asymmetrisch, die Rinde war an der dem Einschnitt zugekehrten Seite viel mächtiger als an der anderen Seite. Jedoch schon 2,2 mm tiefer (also etwa 0,8 mm hinter dem Transversalmeristem der neuen Spitze) war die Rinde rings herum gleichmäßig ausgebildet. Dies geschah dadurch, daß an der mächtigeren Seite allmählich einige Längsreihen ausfielen, wodurch die Wurzelspitze natürlich beträchtlich dünner wurde. Überhaupt ergänzt sich die Wurzelspitze in der Querrichtung sehr unvollständig und ziemlich schwierig, die Längsteilungen fallen sehr leicht aus. Das ist z. B. auch an Wurzeln zu sehen, bei welchen die alte Spitze etwa gleich stark wie die neue wächst. Beide bleiben dauernd dünner als die ursprüngliche Spitze, und dies verändert sich nicht, wenn wir auch eine Spitze abschneiden, so daß weiter nur eine wächst.

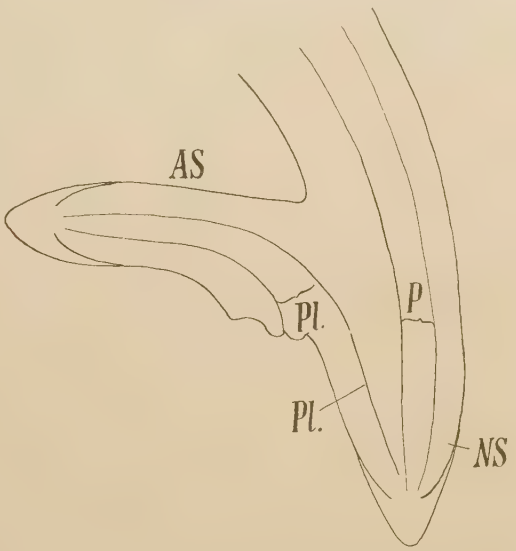


Fig. 53. — Angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 7 Tage nach der Verwundung.

Damit wären die wichtigsten inneren Vorgänge, welche einer Verwundung durch einen Quereinschnitt folgen, erledigt und es sollen jetzt Vorgänge geschildert werden, welche durch einen schief von unten geführten Einschnitt (Fig. 1 *b*) ausgelöst werden. Der Schnitt setzte etwa in der Höhe des Transversalmeristems — oder

ganz wenig unter derselben ein und wurde bis zur Mitte des Pleroms oder ein bißchen tiefer geführt. Der Einschnitt war 0,5—0,6 mm lang. So verwundete Wurzeln wurden in Sägespänen weiter kultiviert und nach 42, 68, 72, 96 und 108 Stunden fixiert.

42 Stunden nach der Verwundung erscheint fast der ganze Seitenlappen (Fig. 54 *L*) aus callusartig verlängerten und plasmaarmen Zellen zusammengesetzt. In den Periblemreihen sind bloß einige Teilungen aufgetreten. Die Figuren standen senkrecht auf die schräge Wundfläche, die Zellwände sind daher parallel mit derselben gerichtet. Dennoch haben sich die ursprünglichen Zellreihen nicht verbreitet. Hingegen erscheinen im Plerom reichlichere Teilungen, welche meist zur Bildung von Längswänden führen, wodurch senkrecht auf die Wundfläche gerichtete Zellreihen entstehen. Ähnliche Teilungen entstehen auch an der unteren Wundfläche dicht vor dem Ende des Einschnittes, wodurch hier eine Hervorwölbung der Wundfläche zu Stande gebracht wird, die dem keilförmigen Gebilde der quer angeschnittenen Wurzeln nicht unähnlich ist. Alle diese Teilungen wurden wohl direkt durch den Wundreiz ausgelöst oder wenigstens in ihrer Richtung bestimmt. In dem Seitenlappen gibt es noch keine Teilungen, welche zur Bildung einer neuen Spitze in irgend einer Beziehung ständen.

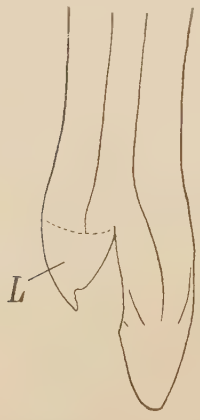


Fig. 54. — Schräg von unten angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 48 Stunden nach der Verwundung.

Wie gesagt, erscheinen fast alle Zellen des Seitenlappens callusartig hypertrophiert. Sie stellen in der Tat eine provisorische Wurzelhaube vor. In den zentral gelegenen Zellen derselben wird reichlich Stärke abgelagert, sie ist jedoch meist noch diffus in der Zelle verteilt, oder es sammeln sich bloß die größeren Körner in dem physikalisch unteren Teile auf. Merkwürdig ist, daß schon zu dieser Zeit Plasmaansammlungen in einigen solchen Zellen auftreten. Sehr selten sind auch schon die Kerne in die physikalisch unteren Teile der Zellen gesunken. Es geschieht dies gewöhnlich in ganzen Zellreihen simultan. Die provisorische Wurzelhaube wird von dem Wurzelmeristem noch durch keine Zone von niedrigen Zellen getrennt, die man als ein neues Transversalmeristem deuten könnte. In der ursprünglichen Spitze gibt es noch zahlreiche Teilungsfiguren. In ihrer Haube ist die Statolithenstärke in sichtlicher Abnahme begriffen. Es erscheinen in den Statocyten häufig

Plasmaansammlungen. Die Verwundung hat in der Haube selbst keine neuen Teilungen ausgelöst. Wenn der schräge Einschnitt tiefer, fast durch das ganze Plerom geführt wurde, so wird auch das Perikambium der entgegengesetzten Seite sowie die demselben anliegenden Zellschichten zur reichen Teilung angeregt und es entsteht dann dicht unter dem Ende des Einschnittes (an der unteren Wundfläche) ein Höcker, dessen äußerer Teil sich callusartig differenziert.

48 Stunden nach der Verwundung enthält der Seitenlappen deutliche Statolithenstärke (Fig. 55 *S*), ebenso die ursprüngliche Spitze. Sonst haben die Verhältnisse in den Wurzeln keine auffallendere Veränderung erfahren.

Fig. 55. Schräg von unten angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 48 Stunden nach der Verwundung.

68 Stunden nach der Verwundung ist an der Grenze zwischen dem Callus des Seitenlappens und dem meristematischen Gewebe der Wurzel ein vollständiges Transversalmeristem entwickelt. Da das Perikambium dieses Transversalmeristem ungefähr halbiert, so erscheinen in ihm keine Bogenteilungen, dieselben wären ja hier gar nicht am Platze. Das ganze Transversalmeristem erscheint an einem medianen Längsschnitt bogenförmig, es setzt einerseits an die Epidermis an, andererseits verliert es sich im Plerom. In seinen peripheren Teilen wird es unter Auftreten von zahlreichen schräg gestellten Teilungsfiguren differenziert, deren Ergebnis dann schräg gestellte Scheidewände sind, welche Simons Bogenwänden entsprechen. Man kann also die neue Spitze für fertig ansehen, denn das Charakteristische für die vollständige Anlage einer neuen Spitze liegt in dem Auftreten des die provisorische Wurzelhaube von dem Meristem abgrenzenden Transversalmeristems (dieses Wort im weitesten Sinne gebraucht). Allerdings ist die Spitze noch nicht ausgegliedert, sie muß erst aus dem Wurzelkörper hervorwachsen, was je nach der Tiefe des Einschnittes verschieden lange dauern kann. Die Haube der neuen Spitze enthält reichliche Statolithenstärke und auch bewegliche Kerne. Befindet sie sich in der Ruhelage, so enthält sie keine Plasmaansammlungen.

Die Verhältnisse, welche die ursprüngliche Spitze aufweist, sind je nach der Tiefe des Einschnittes verschieden. Wurde der Einschnitt etwa bis zur Hälfte des Pleroms geführt, so erscheint

die alte Wurzel bedeutend länger als der Seitenlappen, die Spitze enthält noch einige Teilungen, in ihrer Haube gibt es sehr spärliche Statolithenstärke, die Plasmaansammlungen sind da deutlich. Wie schon hervorgehoben wurde, erschienen an der Wundfläche der alten Spitze reichliche Teilungen, welche zur Bildung von mit der Wundfläche ungefähr parallelen Scheidewänden führten. Dadurch wird die alte Spitze an der Wundfläche ungefähr wieder ergänzt. Jene Teilungen gingen meist in Zellen vor sich, welche dem Plerom angehörten. Es differenziert sich nun in dem so entstandenen Ergänzungsgewebe eine neue Rinde, und eine neue Abgrenzung derselben gegen das Plerom. Die Rinde ist jedoch an der der Wundfläche zugekehrten Seite bedeutend schwächer entwickelt, als an der entgegengesetzten. Diese besteht aus 9—10, jene aus 5—6 Zellschichten. Eine neue Epidermis ist an der Wundfläche noch nicht entwickelt.

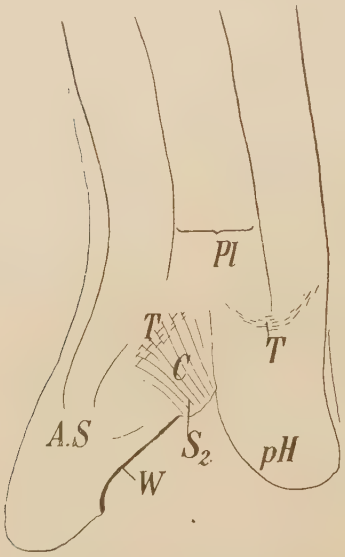


Fig. 56. — Schräg von unten angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 68 Stunden nach der Verwundung.

Wenn jedoch der Schnitt bis in die Nähe des Perikambiums der entgegengesetzten Seite oder sogar bis zu demselben geführt wurde, so daß der größere Teil oder das ganze Plerom durchschnitten wurde, so ist die alte Spitze nur unbedeutend verlängert. Sie enthält dann auch keine oder nur äußerst spärliche Teilungsfiguren. Außerdem tritt hier eine zweite neue Anlage der Wurzelspitze auf, welche durch die Tätigkeit des Perikambiums entsteht. Zwei spezielle Fälle sollen eingehender beschrieben werden.

Bei einer Wurzel wurde der Einschnitt bis in die Nähe des Perikambiums der entgegengesetzten Seite geführt. Das Perikambium wurde dadurch zu einer regen Teilung angeregt, welche zur Bildung eines keilförmig zwischen die beiden Wurzelflächen sich vorschiebenden, aus ungefähr parallelen oder schwach konvergenten Zellreihen bestehenden Gewebekomplexes führte (Fig. 56 S_2). Dasselbe besteht aus einem callusartig hypertrophierten Teile *(C)* und einem Transversalmeristem *(T)*.

Merkwürdig ist der Umstand, daß in dem callusartigen Teile ein Statocytenkomplex auftritt. Doch sind die Statocyten noch nicht so weit differenziert, wie diejenigen der provisorischen Wurzelhaube *(p H)*. Die Stärkekörner beginnen nämlich erst sich in den physikalisch unteren Teilen anzusammeln, in einzelnen Zellen sind Plasmaansammlungen deutlich zu sehen.

Bei der zweiten Wurzel wurde der Einschnitt noch etwas tiefer geführt und es ist auch der eben besprochene Gewebekomplex mächtiger entwickelt. Er ragt als ein deutliches Höckerchen (Fig. 57 S_2) zwischen den beiden Wurzelspitzen hervor und besteht wiederum aus einem Callus *(C)*, in dem ein Statocytenkomplex differenziert ist und einem Transversalmeristem *(T)*. Die neue Spitze ist hier schon deutlich ausgegliedert, ja an der der Wundfläche zugekehrten Seite differenziert sich schon eine neue Epidermis (E_1). In der provisorischen Haube *(p H)* gibt es schon reichliche Statolithenstärke, in der alten ist dieselbe in spärlicher Menge vorhanden.

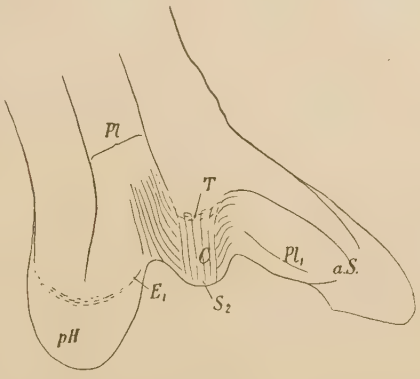


Fig. 57. — Schräg angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 68 Stunden nach der Verwundung.

Der fragliche Gewebekomplex stellt unzweifelhaft eine Wurzelanlage vor. Er entsteht durch die reichliche Teilung des Perikambiums, zu welcher sich später auch die Teilung der anliegenden Zellschichten gesellt. In dieser Beziehung könnte man diese Art der regenerativen Anlage einer neuen Spitze zu der partiellen Regeneration in Beziehung bringen. Wogegen jedoch eine wirkliche partielle Regeneration ausgelöst wird, wenn das Perikambium in einer größeren Entfernung von der Spitze zu regenerativer Tätigkeit angeregt wird, erscheint die eben beschriebene Bildung einer zweiten neuen Wurzelspitze nur, wenn der Schnitt in der nächsten Nähe des Transversalmeristems einsetzte, so daß das Perikambium in seinen rein meristematischen Teilen gereizt wird. Es ist deutlich zu bemerken, daß die Bildung der zweiten neuen Wurzelspitze langsamer vor sich geht als diejenige der ersten, aus dem Seitenlappen sich differenzierenden. Ich habe keinen Fall bemerkt, in welchem sich die zweite neue Spitze weiter entwickelt hätte, sie

übertritt nicht das Stadium eines zwischen den beiden Wundflächen befindlichen Höckers.[1])

Wenn der Einschnitt nicht bis zur Mitte des Pleroms geführt wird, so wird keine Neubildung der Wurzelspitze ausgelöst. Zwar nimmt der Seitenlappen einen callusartigen Charakter an (Fig. 58), aber unter demselben differenziert sich kein Transversalmeristem, vielmehr eine neue Epidermis *(E_1)*, deren Außenwände meist durch schräg verzogene Querwände gebildet werden. In diesem Callus wird gewöhnlich keine Stärke abgelagert. Die Wurzelspitze ergänzt durch rege perikline Teilungen die ihr abgeschnittenen Zellschichten, wobei meist die ursprüngliche Grenze zwischen dem Plerom und Periblem verloren geht. Es differenziert sich daher eine neue Grenze und unter 2—3 äußeren Zellschichten eine neue Epidermis *(E_2)*, welche an diejenige, die unter dem Callus entsteht *(E_1)*, ansetzt. In der Haube hat sich die Stärkemenge nicht verändert.

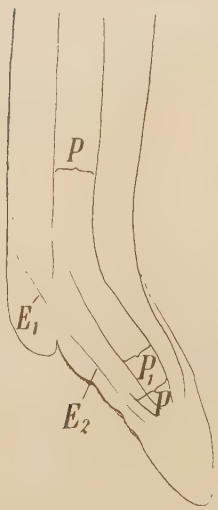


Fig. 58. — Schräg angeschnittene und nicht regenerierende Wurzel von *Vicia faba*, 4 Tage nach der Verwundung.

Drei Tage nach der Verwundung beginnt die Ausgliederung der neuen Wurzelspitze, obzwar hierin große Unterschiede bei verschiedenen Wurzeln festzustellen sind. Sonst zeichnen sich die Wurzeln durch nichts neues aus. Einige spezielle Fälle waren dennoch interessant. Bei einer Wurzel wurde der Schnitt kaum zur Mitte des Pleroms geführt. In dem Seitenlappen bildete sich ein callusartiger Endteil aus, aber es erschienen in demselben keine Statocyten. Der Callus ist gegen das Wurzelmeristem durch kein Transversalmeristem abgegrenzt. In der Wurzelspitze gibt es reichliche Teilungen, die Haube enthält Statolithenstärke. Die Verwundung hat also in diesem Falle keine regenerative Bildung einer neuen Spitze ausgelöst. Ebenso wird keine Regeneration ausgelöst, wenn der Einschnitt hinter dem Transversalmeristem in einer Entfernung von 0,35 mm und mehr einsetzt und bloß zur Mitte des Pleroms (eventuell auch ein wenig tiefer) geführt wird. Da bildet sich zwar im Seitenlappen auch eine Callushypertrophie,

[1]) Versuche, ob sie sich zu weiterer Entwicklung durch das Abschneiden oder Eingipsen der beiden anderen Wurzelspitzen zwingen ließe, wurden nicht angestellt.

aber es differenziert sich weder ein Statocytenkomplex noch ein Transversalmeristem. Soll dann eine Regeneration ausgelöst werden, so muß der Einschnitt bedeutend tiefer sein.

Wird der größte Teil des Pleroms durchschnitten, so erscheinen drei Tage nach der Verwundung in der alten Spitze spärliche Teilungsfiguren, die Haube enthält meist nur Spuren von Statolithenstärke, wenn Plasmaansammlungen vorhanden sind, so sind sie schwach entwickelt. Wenn das ganze Plerom durchschnitten wurde, so gibt es in der alten Spitze fast keine Teilungsfiguren mehr, die Haube enthält keine Stärkekörner und weist keine Plasmaansammlungen auf. Es wurden auch Versuche angestellt, um die Beweglichkeit der Kerne in den Hauben der alten und neuen Spitze festzustellen. Es hat sich immer erwiesen, daß dieselbe in der alten Haube, auch wenn sie keine Stärke mehr enthielt, viel größer ist als in der neuen Haube. So lagen nach einer Inversstellung der Wurzel die Kerne in der alten Haube nach einer Stunde in den meisten Statocyten den oberen Querwänden an, in der neuen Haube befanden sich alle Kerne kaum in der Hälfte des Weges. Leider ließ sich nicht sicher feststellen, ob auch die Stärke eine solche Verzögerung in ihrer Bewegung in den neuen Statocyten erfährt, denn wäre dies der Fall, so würde das sehr zu gunsten der Auffassung sprechen, daß die Kerne hier (wo sie sich wie spezifisch schwerere Körperchen verhalten!) passive Bewegungen ausführen.

Nach vier Tagen (und ähnliche Verhältnisse weisen auch die Wurzeln nach viereinhalb Tagen auf) war, wenn der Einschnitt bis etwa zur Hälfte des Pleroms oder ein wenig tiefer geführt wurde, die neue Spitze eben im Begriffe, an der der Wundfläche zugekehrten Seite eine neue Epidermis zu bilden. Die Außenwände werden da durch schräg gestellte Querwände gebildet, wobei sicher zu beobachten war, daß schon die Teilungsfiguren die entsprechende Stellung eingenommen hatten. In der neuen Haube gibt es reichliche Statolithenstärke, in der alten ist dieselbe in spärlicher Menge vorhanden. Auch sind in den Statocyten deutliche Plasmaansammlungen entwickelt. Die alte Spitze enthält ziemlich viele Teilungsfiguren, sie ist immer noch länger als die neue. Es verlaufen in dieselbe zahlreiche Pleromreihen, deren ursprünglicher Verlauf hier überhaupt fast gar nicht gestört wird. Wenn jedoch der Einschnitt das ganze oder fast das ganze Plerom durchdrungen hat, so verlaufen in die alte Spitze bloß direkt die peripheren

Periblemschichten, in der Spitze selbst gibt es spärliche Teilungsfiguren, in ihrer Haube höchstens Spuren von beweglicher Stärke, jedoch keine Plasmaansammlungen.

Schon oben wurde betont, daß, wenn der schiefe Schnitt etwa 0,35 mm oder noch weiter hinter dem Transversalmeristem einsetzt, bloß dann eine Regeneration ausgelöst wird, wenn bedeutend mehr als die Hälfte des Pleroms durchschnitten wird. Da geht häufig bloß eine partielle Regeneration vor sich, und diese verläuft auch hier langsamer als die direkte. So habe ich an Wurzeln, welche durch einen 0,5 mm hinter dem Transversalmeristem einsetzenden schief von unten geführten Schnitt verwundet wurden, wobei das ganze Plerom durchschnitten wurde, erst nach vier Tagen eine Differenzierung des Transversalmeristems beobachtet und noch fünf Tage nach der Verwundung war die neue Spitze nicht ganz ausgegliedert.

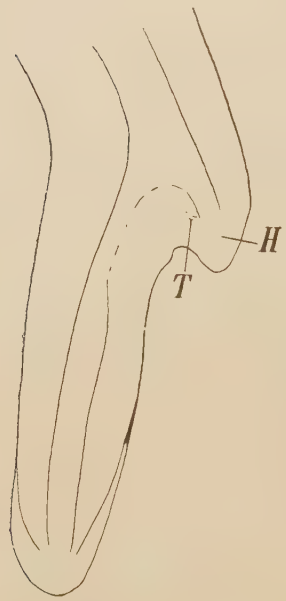


Fig. 59. — Schräg angeschnittene Wurzel von *Lupinus albus*, 3 Tage nach der Verwundung.

Um zu erfahren, ob sich auch Wurzeln anderer Pflanzenarten nach schief von unten geführten Einschnitten ähnlich verhalten werden wie *Vicia faba*, wurden analoge Versuche mit Keimwurzeln von *Lupinus albus* ausgeführt. Wogegen nach Quereinschnitten bloß dann eine neue Spitze gebildet wird, wenn der Einschnitt bedeutend tiefer als zur Mitte des Pleroms reicht, genügt es, schräg zur Mitte des Pleroms den Einschnitt zu führen, um eine Regeneration auszulösen. Da entsteht einerseits aus dem V-förmigen Lappen eine neue Spitze, die auch weiterwächst, andererseits wächst auch die alte Spitze weiter, so daß man so gegabelte Wurzeln erhält. Seltener kam es vor, daß die aus dem V-förmigen Lappen entstandene Wurzelspitze früh ihr Weiterwachstum einstellte. Wenn hingegen der Einschnitt tiefer als zur Mitte des Pleroms reicht, so stellt die alte Spitze ihre Weiterentwicklung ein, ihre Stellung, Beschaffenheit und Funktion übernimmt die neu entstandene Spitze. Wenn der Einschnitt in der Höhe des Transversalmeristems oder ein wenig tiefer einsetzt, so ist die neue, aus dem V-förmigen Lappen sich entwickelnde Spitze schon

drei Tage nach der Verwundung im ganzen fertig (Fig. 59, 60). Sie besitzt eine Haube, die sich meist aus etwas verlängerten Zellen des Periblems differenziert hat, sie besitzt reichliche Statolithenstärke. Doch nehmen an ihrer Bildung auch Pleromreihen teil und zwar geben sie ihren lateralen, der Wundfläche zugekehrten Teilen Ursprung. Weiter ist schon ganz deutlich ein Transversalmeristem in der Form, wie es in den intakten Wurzelspitzen auftritt, entwickelt. Durch reiche Teilung von Pleromzellen, die der oberen Wundfläche nahe lagen, wurde ein Gewebe gebildet, das sich zur Rinde an der verwundeten Flanke der neuen Spitze differenziert. Dieses Gewebe entsteht auf folgende Weise: die der Wundfläche direkt anliegenden Zellen werden callusartig, in den unter ihnen liegenden Zellen gehen dann Teilungen vor sich, welche zu Scheidewänden führen, die parallel mit der Wundfläche orientiert sind. Es entstehen durch solche wiederholte Teilungen Zellreihen, die ursprünglich senkrecht auf die Wundfläche verlaufen. Wenn später die neue Spitze sich stärker zu strecken beginnt, so wird dieser Verlauf der Zellreihen verwischt und es treten Längsreihen auf. Es differenziert sich weiter in diesem Gewebe, das aus Pleromelementen entstanden ist, eine neue Grenze, durch welche die neue Rinde vom Plerom getrennt wird (Fig. 60 P_1). Auch ein Transversalmeristem ist, wie schon erwähnt wurde, drei Tage nach der Verwundung völlig ausgebildet. Es erscheint an Längsschnitten als ein bogenförmig verlaufender Zellenkomplex (Fig. 60 T_1). In den peripheren Teilen des neuen Transversalmeristems ließen sich sicher Simons Bogenteilungen beobachten, auch waren die Zellen des Perikambiums sowie der inneren Rindenschichten längs geteilt.

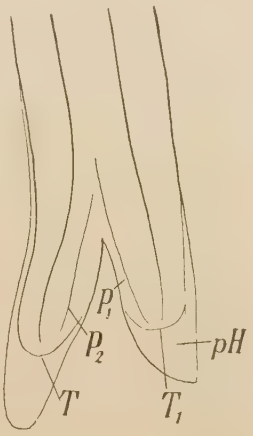


Fig. 60. — Schräg angeschnittene Wurzel von *Lupinus albus*, 3 Tage nach der Verwundung.

Die Umbildung des Seitenlappens zu einer neuen Spitze ist wohl als eine direkte Regeneration aufzufassen. Denn es wird bei derselben eine ganz neue Haube und ein neues Transversalmeristem gebildet. Dieses durchsetzt nicht nur das Plerom, sondern verbreitet sich auch durch das ganze Periblem, so daß alle Zellreihen in der Rinde derjenigen Wurzelhälfte, welche verwundet wurde, an der Bildung der neuen Spitze teilnehmen. Es bleiben keine

äußeren Schichten im Längenwachstum zurück, keine werden als laterale Teile der Haube abgestoßen. Denn die lateralen Haubenteile der neuen Spitze sind desselben Ursprungs wie diejenigen der intakten Spitze. Es muß hier demnach auch keine neue Epidermis gebildet werden. Natürlich gilt das nicht für jene Hälfte der neuen Spitze, die an der Wundfläche entsteht. Hier wird die sich neu bildende Spitze auf eine solche Weise ergänzt, wie man das bei der Regeneration von längsgespaltenen Wurzeln sieht. Somit kombinieren sich hier Regenerationsvorgänge, die an dekapitierten und längsgespaltenen Wurzelspitzen vor sich gehen.

Etwas anders verhält sich die Regeneration, wenn der schräg von unten geführte Einschnitt oberhalb des Transversalmeristems einsetzt. Da bemerkt man Vorgänge, welche einen Übergang zwischen der direkten und partiellen Regeneration vorstellen. An der Bildung des neuen Transversalmeristems nehmen da bloß die dem Perikambium anliegenden Zellschichten teil (Fig. 59), die äußeren Rindenzellen des V-förmigen Lappens bleiben in ihrem Längenwachstum beträchtlich hinter jenem der dem Perikambium anliegenden Zellschichten zurück. Das Perikambium sowie die demselben anliegenden Zellschichten erfahren dabei meist Längsteilungen. Es differenziert sich an der äußeren Seite der neuen Spitze eine neue Epidermis, an deren Bildung sowohl Längs- als auch Querwände beteiligt sind.

In einem speziellen Fall war die Stelle, wo der Einschnitt einsetzte, drei Tage nach der Verwundung 1,1 mm vom Transversalmeristem entfernt. Ursprünglich mochte diese Entfernung etwa 0,5 mm betragen haben. Der Einschnitt hat den größeren Teil des Pleroms durchdrungen (Fig. 59), er veranlaßte auch die Bildung eines deutlichen keilförmigen Gebildes. Die neue Spitze war in ihrer Differenzierung hinter denen, welche aus einem, dem Transversalmeristem näher gelegenen Lappen entstehen, sichtlich zurückgeblieben. Obzwar nun bedeutend mehr als die Hälfte des Pleroms durchschnitten war, besaß die alte Spitze noch ziemlich viele Kern- und Zellteilungsfiguren, in ihrer Haube war noch reichliche Statolithenstärke vorhanden. Dieselbe war in der Haube der neuen Spitze nur in spärlicher Menge entwickelt.

Wenn der in der Höhe des Transversalmeristems einsetzende Einschnitt bloß zur Mitte des Pleroms oder ein wenig über dieselbe geführt wird, so regeneriert auch die alte Spitze. Es wird besonders da, wo das Plerom durchschnitten wurde, eine neue Rinde

gebildet, die auch vom Plerom durch eine neu differenzierte Grenze abgegrenzt wird (Fig. 60 P_2).

Wir können jetzt zu Versuchen übergehen, wo die Wurzel durch einen schief von oben geführten Schnitt, etwa wie das in Fig. 1 *c* dargestellt ist, verwundet wurde. Doch wurden die Versuche mannigfach modifiziert, erstens was die Tiefe des Einschnittes, zweitens was seine Entfernung vom Transversalmeristem betrifft. Es wurden so recht verschiedene Resultate erhalten, welche beträchtlich von den bisher angeführten Regenerationsvorgängen abweichen können. Das größte Interesse kommt hier dem Endstadium zu, daher werde ich bloß dieses eingehender beschreiben. Es wird in solchen Versuchen etwa fünf Tage nach der Verwundung erreicht. Die vorausgehenden Stadien bieten nichts bemerkenswertes. Es erschienen in den an die Wundfläche angrenzenden Zellschichten Teilungsfiguren, welche senkrecht zu derselben orientiert sind, wodurch die Wurzel teilweise den Seitenlappen ersetzt. Dann erst erscheinen wahre Regenerationserscheinungen, von denen die interessantesten Fälle, wie sie sich fünf Tage nach der Verwundung zeigen, angeführt werden sollen.

Wird der Schnitt durch das ganze Transversalmeristem geführt, wobei etwa die Hälfte des Pleroms durchschnitten wurde, so verliert der Seitenlappen bald seinen meristematischen Charakter, an der Wundfläche der Wurzel erscheinen reichliche perikline Teilungen, welche besonders in der Partie, wo das Plerom durchschnitten wurde, zur Ergänzung der Wurzel beitragen. Das Transversalmeristem verbreitet sich auch in dieses Wundgewebe, welches bald eine neue innere Differenzierung erkennen läßt. Es bildet sich in demselben ein neues Perikambium, welches das Plerom gegen äußere Zellschichten, die zur Rinde werden, abgrenzt. Unter ein paar äußeren, callös hypertrophierten Zellschichten wird eine neue Epidermis differenziert, deren äußere Begrenzung sowohl durch schräg gestellte Querwände als auch durch Längswände gebildet wird. Die Haube wird durch das Transversalmeristem erneuert. Fünf Tage nach der Verwundung hängt der Seitenlappen nur lose, durch Haubenzellen mit der Wurzel zusammen.

Wenn der Schnitt dicht vor dem Transversalmeristem endigt, so genügt es schon, kaum die Hälfte des Pleroms durchzuschneiden, um die Bildung eines neuen Transversalmeristems zu veranlassen. Dasselbe entsteht jedoch interkalar in dem Meristem der intakten Seite. Und zwar beginnen die meristematischen Zellen dieser

Seite in einer bestimmten Zone, welche in der Höhe, wo der Einschnitt endigt, liegt, zu hypertrophieren, d. h. sie teilen sich nicht mehr, verlängern sich ein wenig, werden plasmaarm, es wird in denselben Statolithenstärke abgelagert und schließlich werden auch die Kerne beweglich. Diese Zone hat nun den Charakter einer provisorischen Wurzelhaube, und tatsächlich entsteht an der Grenze zwischen derselben und dem Wurzelmeristem eine Querzone (die später bogenförmig an Längsschnitten erscheint) von abgeplatteten Zellen, welche ein Transversalmeristem vorstellt (Fig. 61). Unterdessen sind in der ursprünglichen Spitze die Teilungen verschwunden, die Zellen sind äußerst plasmaarm geworden, in der ursprünglichen Haube gibt es keine Stärkekörner mehr, auch Plasmaansammlungen fehlen da. Doch ist die ursprüngliche Gewebeanordnung, namentlich auch noch die Lage des ursprünglichen Transversalmeristems gut zu unterscheiden. Wir haben hier also Wurzeln, welche von ihrer Spitze angefangen, aus nachfolgenden Teilen bestehen: 1. ursprüngliche Wurzelhaube, 2. ursprüngliches Transversalmeristem, 3. ein Teil des ursprünglichen Urmeristems der Wurzelspitze (mit dem Seitenlappen), 4. neue (provisorische) Wurzelhaube, 5. neues Transversalmeristem, 6. Meristem des Wurzelkörpers. Diese Teile liegen übereinander, bestehen aus lebenden Zellen und sind noch organisch verbunden. Doch sind die unter der neuen Haube befindlichen Teile außer Tätigkeit gesetzt, sie werden auch nach einer bestimmten Zeit abgestoßen. An der oberen, schrägen Wundfläche selbst gehen bloß Vorgänge vor sich, welche zu einem teilweisen Ersatz des Seitenlappens führen, es handelt sich also um eine seitliche Regeneration. Dieselbe ist jedoch nie vollkommen. Durch zahlreiche tangentiale Teilungen wird ein Gewebe gebildet, welches sich in eine Rinde durch Differenzierung eines Perikambiums sowie einer Endodermis und einen dem Plerom angehörenden Teil teilt. Auch eine neue Epidermis wird gebildet.

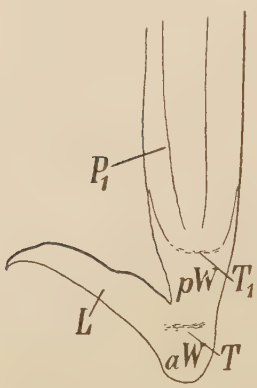


Fig. 61. — Schräg von oben angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 5 Tage nach der Verwundung.

Bemerkenswert und im Vergleiche mit den bisher beschriebenen Prozessen neu ist der Umstand, daß hier die neue Spitze nicht an der Wundfläche entsteht, sondern sich in der intakten Hälfte der

Wurzel interkalar bildet. Jedoch ist zuweilen in jüngeren Stadien zu bemerken, daß die Differenzierung der provisorischen Haube an der Wundfläche beginnt und gegen die Peripherie der intakten Wurzelhälfte fortschreitet, oder doch hier schneller vor sich geht. In einigen Fällen, besonders wo mehr als die Hälfte des Pleroms durchschnitten war, schien es, daß die interkalare Bildung der provisorischen Wurzelhaube simultan in der ganzen Breite der intakten Wurzelhälfte beginnt.

An einigen speziellen Beispielen soll das eben gesagte erläutert werden. Fig. 61 stellt eine Wurzel vor, wo der Einschnitt dicht vor dem Transversalmeristem (T) endigte und kaum die Hälfte des Pleroms durchdrungen hatte. Das ursprüngliche Transversalmeristem stellte seine Teilung ein, es bildete sich oberhalb desselben interkalar eine neue provisorische Wurzelhaube aus ($p\ W$), welche von dem Wurzelmeristem durch ein neues Transversalmeristem abgegrenzt ist. Der Seitenlappen (L) ist zur Seite gekrümmt, was durch das stärkere Wachstum der Wundfläche verbunden mit einer Vermehrung der Zellreihen in der Partie, wo er mit der Wurzel zusammenhängt, verursacht wird. In der alten Haube ($a\ W$) gibt es keine Stärke mehr, auch die Zellen des ursprünglichen Transversalmeristems sind callös hypertrophiert und können zu Statocyten umgewandelt sein. Die provisorische Haube enthält reichliche Statolithenstärke. In dem Wundgewebe, das sich an der schräg verlaufenden oberen Wundfläche gebildet hat, differenziert sich eine neue Grenze zwischen dem Plerom und Periblem (P_1), sowie eine neue Epidermis. Der Seitenlappen besteht aus Zellen, welche keine Teilungen mehr aufweisen, plasmaarm sind und relativ kleine Kerne (häufig von schwach amoebenartiger Form) enthalten.

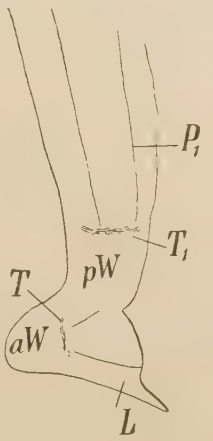


Fig. 62. — Schräg von oben angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 5 Tage nach der Verwundung.

Auch wenn der Einschnitt höher vor dem Transversalmeristem endigt, kann eine interkalare Haube und ein neues Transversalmeristem gebildet werden. Doch muß dann der Schnitt mehr als die Hälfte dss Pleroms durchtrennen. Bei der in Fig. 62 dargestellten Wurzel endigte der Einschnitt 0,4 mm vor dem Transversalmeristem und doch wurde ein neues Transversalmeristem (T_1) samt der zugehörigen neuen Haube ($p\ W$) gebildet. Die alte

Spitze enthält samt dem Lappen nur spärliche Teilungsfiguren, Statolithenstärke ist bloß in der neuen Haube in größerer Menge vorhanden, die alte enthält bloß Spuren davon.

Den Vorgang, der hier eben kurz geschildert wurde, kann man wohl als eine direkte Regeneration bezeichnen. Denn alle Gewebe beteiligen sich an der Bildung der interkalaren Haube, alle auch an der Differenzierung des Transversalmeristems, und die neue Spitze geht direkt aus den vorhandenen meristematischen Elementen hervor, so daß auch der ursprüngliche Verlauf der Zellreihen in der intakten Hälfte der Wurzelspitze erhalten bleibt. Neu ist hier nur der Umstand, daß die Regeneration interkalar vor sich geht.

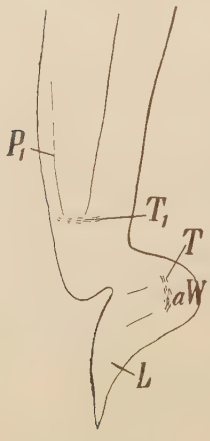


Fig. 63. — Schräg von oben angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 5 Tage nach der Verwundung.

Wird der Einschnitt so tief geführt, daß er bis in die Rinde der entgegengesetzten Seite eindringt, so wird die Regeneration teilweise durch callusartiges Auswachsen von Zellen an dem unteren Teile der Wundfläche, teilweise durch interkalare Umbildung der Periblemreihen der intakten Seite zu callusartigen Zellen eingeleitet, wozu sich dann die Differenzierung eines neuen Transversalmeristems gesellt. Die alte Spitze krümmt sich zur Seite (Fig. 63) und hängt bloß durch die laterale Fläche der neuen Haube mit der Wurzel zusammen. Mit dem Abstoßen der Haubenzellen an dieser Seite wird auch die alte Spitze abgestoßen.

Wenn der Einschnitt in einer noch größeren Entfernung vor dem Transversalmeristem endigt, z. B. 0,65 mm, so wird keine direkte Regeneration mehr, und zwar auch keine interkalare, ausgelöst. Aber auch eine partielle Regeneration wird bloß dann angeregt, wenn der Einschnitt bis in die nächste Nähe des Perikambiums der entgegengesetzten Seite oder noch durch dasselbe geführt wird. Dann wird das Perikambium ähnlich wie die demselben anliegenden Zellschichten zur regen Teilung angeregt, welche zur Bildung einer neuen Wurzelspitze führt. Immer wird die neue Spitze aus den jüngsten (und daher auch teilungsfähigsten) Elementen oberhalb des Einschnittes gebildet. Die neue Spitze entsteht daher am Ende des schräg von oben geführten Einschnittes.

In Fig. 64 ist eine Wurzel dargestellt, bei welcher der Einschnitt bedeutend tiefer als zur Mitte des Pleroms durchgedrungen

ist und doch wird keine Regeneration ausgelöst. Das Ende des Einschnittes ist 0,66 mm vom Transversalmeristem entfernt. Die alte Spitze enthält zahlreiche Teilungsfiguren, in ihrer Haube ist Statolithenstärke vorhanden, und da sich die Wurzelspitze nicht in vertikaler Richtung befand, so sind in den Statocyten Plasmaansammlungen entwickelt. Dicht vor dem Ende des Einschnittes ist ein unscheinbares Höckerchen (*N*) zu bemerken, welches durch reichliche perikline Teilungen entstanden ist, doch stellt es keine neue Wurzelspitze vor, höchstens eine recht verspätete Anlage dazu. Es sind ja seit der Verwundung bereits fünf Tage verstrichen.

Fig. 64. — Schräg von oben angeschnittene Wurzel von *Vicia faba*, 5 Tage nach der Verwundung.

Wenn der Einschnitt tiefer geführt wird, so wird eine neue Spitze durch partielle Regeneration, d. h. durch ausschließliche Beteiligung des Perikambiums und der angrenzenden Zellschichten gebildet. Bei der in Fig. 65 dargestellten Wurzel war das Ende des Einschnittes etwa 1,2 mm vom Transversalmeristem entfernt. Dicht oberhalb der Stelle, wo der Einschnitt endigte, begann sich das Perikambium zu teilen, ihm folgten auch die angrenzenden Zellschichten des peripheren Pleroms, sowie der inneren Rinde, es bildete sich ein Höckerchen, dessen Endteil zur neuen Wurzelhaube wurde (*p W*), ein Transversalmeristem erscheint, es beginnt sich auch in dem Höckerchen ein Plerom (P_1) gegen die peripheren Zellschichten abzugrenzen, sodaß also eine fertige Anlage einer neuen Wurzelspitze vorliegt. Da in derselben reichliche Teilungsfiguren, in der alten Spitze jedoch nur spärliche vorhanden sind, so ist wohl zu schließen, daß sie die Funktion der alten Spitze übernehmen wird. Die partielle Regeneration geht auch in diesen Fällen langsamer als die direkte vor sich, denn erst fünf Tage nach der Verwundung kann man von einer fertigen Wurzelanlage sprechen,

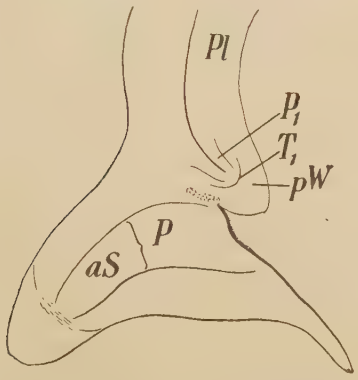


Fig. 65. — Schräg von oben angeschnittene und partiell regenerierende Wurzel von *Vicia faba*, 5 Tage nach der Verwundung.

wogegen die interkalare direkte Regeneration schon nach drei, vier Tagen fertig ist.

Keine prinzipiellen Abweichungen von den soeben beschriebenen Vorgängen weisen Wurzeln auf, welche ebenfalls durch einen schräg von oben geführten Einschnitt verwundet wurden, bei welchen jedoch durch einen Quereinschnitt der Seitenlappen abgeschnitten wurde. Für die Regenerationsvorgänge selbst hat das Vorhandensein des Seitenlappens keine Bedeutung. Es scheint nur, daß die alte Wurzelspitze desto plasmaärmer wird, je kleiner der dieselbe bildende Gewebekomplex ist. Daher findet man bei Wurzeln, welche nach der gesagten Art verwundet wurden und interkalar eine neue Spitze bilden, die alte Spitze nach fünf Tagen viel plasmaärmer als in allen vorgehenden Fällen. Wenn der Quereinschnitt in einer größeren Entfernung von dem Transversalmeristem (z. B. 0,8 mm) geführt wurde, wobei etwa die Hälfte des Pleroms durchschnitten wurde, findet man in dem Winkel, den die beiden Wundflächen bilden, ein keilförmiges Gebilde, welches auch Anfänge eines Statocytenkomplexes in seinen äußeren Zellschichten aufweist (Fig. 66 *N*). Diese Bildung einer provisorischen Haube schreitet dann weiter einwärts, es kommt jedoch im weiteren Verlaufe der Entwicklung nicht zur Bildung einer vollkommenen neuen Spitze. Es fungiert die alte weiter, wobei die unter dem Einschnitte befindliche Hälfte der Wurzelspitze abgestoßen wird. Sie wird nämlich plasmaarm, ihre Zellen callusartig, es verschwinden aus derselben die Teilungsfiguren, aus den Statocyten dieser Hälfte verschwindet die Stärke (ihre Kerne bleiben jedoch beweglich). Unter diesen callös hypertrophierten Zellschichten wird eine neue Epidermis differenziert, wobei, je nachdem die Abgrenzung longitudinal oder schräg

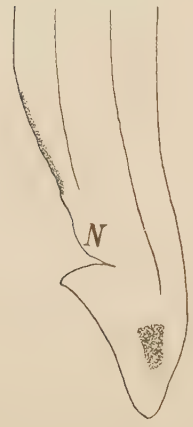


Fig. 66. — Schräg von oben angeschnittene und des Seitenlappens beraubte Wurzel von *Vicia faba*, 4 Tage nach der Verwundung.

Fig. 67.

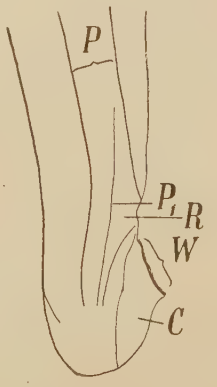


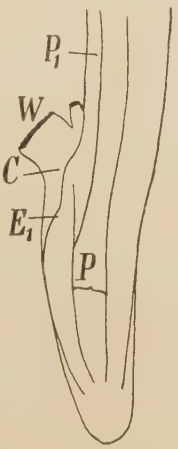
Fig. 68.

Schräg von oben angeschnittene und des Seitenlappens beraubte Wurzeln von *Vicia faba*, 5 Tage nach der Verwundung.

verläuft, ihre äußeren Wände bloß durch Längswände oder auch durch Querwände gebildet werden.

In Fig. 67 ist ein Längsschnitt durch eine Wurzel dargestellt, welcher in der oben angegebenen Weise der Seitenlappen abgeschnitten wurde. Es tritt in der Querrichtung keine vollkommene Regeneration ein. Bloß in der Zone *R* wird durch zahlreiche Teilungen der Pleromelemente eine teilweise Ergänzung zu Stande gebracht, es differenziert sich hier eine neue Rinde durch Abgrenzung von einigen äußeren Zellschichten gegen die inneren, indem eine neue Endodermis und ein neues Perikambium (P_1) an der der Wundfläche zugekehrten Seite gebildet wird. Der ganze unter der Querwundfläche (*W*) befindliche Teil (*C*) der Wurzelspitze wird callusartig. In diesem Falle begann sich unter demselben die neue Epidermis erst zu differenzieren.

Noch auffallender waren diese Verhältnisse in der Wurzel zu sehen, deren medianer Längsschnitt in Fig. 68 dargestellt ist. Die Grenze zwischen dem callusartig gewordenen Teile der Wurzelspitze (*C*) ließ sich hier sehr gut bis in die Haube verfolgen, auch war deutlich zu beobachten, daß in den diesem Teile angehörenden Statocyten keine Statolithenstärke (in einigen Zellen höchstens Spuren von derselben) vorhanden ist.



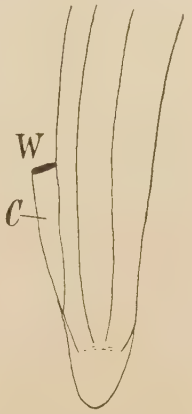


Fig. 69. Fig. 70.
Schräg von oben angeschnittene und des Seitenlappens beraubte Wurzeln von *Vicia faba*, 5 Tage nach der Verwundung.

Wird der Quereinschnitt nicht so tief oder in einer größeren Entfernung vom Transversalmeristem geführt, so wird zwar auch der unter der Querwunde befindliche Teil abgestoßen, jedoch bloß auf eine bestimmte, ziemlich geringe Distanz von der Wunde. Der callusartige Teil erstreckt sich dann nie bis zum Transversalmeristem oder sogar bis in die Wurzelhaube. Ein solcher Fall ist in Fig. 69 dargestellt, auch in der in Fig. 70 dargestellten Wurzel. Die Wundfläche (*W*) ist jetzt etwa 2,1 mm von dem Transversalmeristem entfernt, unter derselben ist ein callusartiger Teil (*C*) entwickelt, welcher stark nach außen gekrümmt ist. Er ist von dem Wurzelkörper durch eine neue Epidermis (E_1) abgegrenzt.

Ihre Außenwände werden sowohl durch Quer- als auch durch Längswände gebildet. Es ist gut zu sehen, daß die Wurzel oberhalb des Quereinschnittes bisher nicht regeneriert hat, und doch wurde dieselbe volle fünf Tage nach der Verwundung fixiert. Dagegen hat sich im Plerom ein Teil zur Rinde umgebildet, denn er ist durch ein neues Perikambium (P_1) von dem inneren Teile abgegrenzt. Die neue Grenze zwischen der Rinde und dem Plerom setzt unter dem Einschnitte an die alte an.

In den weiteren Versuchen wurden die Wurzelspitzen durch zwei oder mehr Einschnitte verwundet, ohne daß jedoch der Wurzel irgend ein Teil abgetrennt wäre. Durch diese Versuche sollte zunächst die Frage beantwortet werden, ob sich durch zwei in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten geführte Einschnitte (Fig. 1 *d*), die nicht zur Mitte des Pleroms reichen, ähnliche Resultate erzielen ließen, wie durch einen tiefen, bis über die Mitte des Pleroms reichenden Quereinschnitt. Da ist gleich zu bemerken, daß es schwierig ist, beide Einschnitte in absolut gleicher Höhe und absolut gleich tief zu führen. Ich mußte mich damit begnügen, wenn nur die Schnitte annähernd gleich waren. Ich habe eigentlich ein einziges Mal einen Fall getroffen, wo die Regenerationsvorgänge an beiden verwundeten Seiten gleichmäßig vor sich gingen. Sonst war zu beobachten, daß, wenn überhaupt Regenerationsvorgänge ausgelöst wurden, dieselben an der Seite, welche tiefer verwundet wurde, erschienen. Es kam weiter auch darauf an, ob die beiden Einschnitte durch parallele Linien endigten, oder ob diese Linien konvergent verliefen. Da kam es häufig vor, daß an jener Seite, wo die Linien konvergierten, eine einheitliche Regeneration einsetzte, und zwar sowohl an den diesseitigen Teilen der beiden oberen Wundflächen, als auch in dem die alte Wurzelspitze mit dem Wurzelkörper verbindenden Gewebe. An der Seite, wo die Regeneration vor sich ging, wurde dann dieses Gewebe durch den heranwachsenden Callus (= provisorische Wurzelhaube) zerrissen, die alte Spitze krümmte sich zur Seite. Wenn bloß an einer Wundfläche Regenerationsvorgänge stattfanden, dann wurde in manchen Fällen die alte Spitze zur Seite gekrümmt und oft abgerissen, da das dieselbe mit dem Wurzelkörper verbindende Gewebe callusartig wurde. In anderen Fällen wurde zwar ein Regenerationsvorgang ausgelöst, aber die neue Wurzelspitze stellte bald ihr Weiterwachstum ein. Das geschah dann, wenn der Einschnitt zu wenig tief in die Wurzel eingedrungen ist, so daß die Verbindung

zwischen der alten Spitze und dem Wurzelkörper noch genug kräftig war.

Da diese Versuche eine hervorragende Bedeutung für die Beantwortung der Frage haben, welche Umstände die Regenerationsvorgänge auslösen, so will ich hier einige spezielle Fälle anführen. Fig. 71 stellt einen Längsschnitt durch eine Wurzel vor, welche durch zwei in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten geführte Einschnitte verwundet und nach vier Tagen fixiert wurde. Jeder Einschnitt hat ungefähr ein Viertel des Pleromdurchmessers durchdrungen. Und dennoch wurde eine regenerative Bildung einer neuen Spitze ausgelöst. Die Schnitte waren offenbar nicht in absolut gleicher Höhe geführt (jetzt ist einer etwa 0,8, der andere 1 mm vom Transversalmeristem entfernt; doch hat die ursprüngliche Spitze während der vier Tage, die seit der Verwundung verstrichen sind, einen Zuwachs erfahren), doch waren sie ungefähr gleich tief. Die Regeneration erfolgt an der oberen Wundfläche des dem Transversalmeristem näher gelegenen Einschnittes.

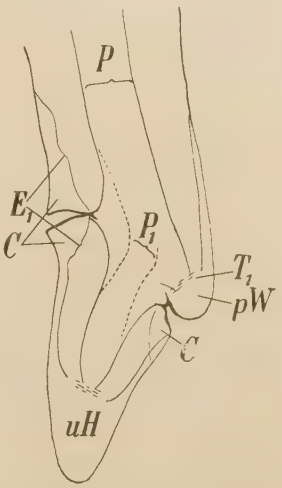


Fig. 71. — Längsschnitte durch eine Wurzel von *Vicia faba*, welche durch zwei in gleicher Höhe geführte Quereinschnitte verwundet wurde, 4 Tage nach der Verwundung.

Durch die beiden Einschnitte wird die Bildung eines keilförmigen Gebildes ausgelöst, an welcher besonders die Pleromelemente teilnehmen. Dadurch wird die Lücke zwischen den beiden Wundflächen ausgefüllt. Doch ist noch immer aus dem Verlaufe der Zellreihen die Tiefe des Einschnittes zu erfahren. Beim oberen Einschnitt wurden sowohl an der oberen, als auch an der unteren Wundfläche die intakten Zellen callusartig hypertrophisch, jedoch erstreckt sich diese Umbildung nicht weit von der Wundfläche. Unter dem callusartigen Gewebe (Fig. 71 *C*) differenziert sich eine neue Epidermis (E_1), deren Außenkontour treppenartig verläuft, da sie sowohl durch Längs- als auch durch Querwände gebildet wird. Dagegen wird bei dem zweiten, dem Transversalmeristem näher gelegenen Einschnitt bloß an der unteren Wundfläche ein Callus (*C*) gebildet, welcher sich durch eine neue Epidermis von dem meristematischen Gewebe abgrenzt. An der oberen Wundfläche gehen Vorgänge vor sich, deren Resultat eine neue Spitze ist.

Dieselbe besteht aus einer provisorischen Haube ($p\,W$), die von dem Meristem durch ein Transversalmeristem abgegrenzt ist, und einen Statocytenkomplex mit beweglichen Stärkekörnern (in einigen Zellen sind Plasmaansammlungen zu beobachten) und Kernen enthält. Die neue Spitze enthält ziemlich viele Teilungsfiguren. Aber auch die ursprüngliche Spitze enthält Teilungsfiguren, in ihrer Haube ($u\,H$) ist noch Statolithenstärke vorhanden. Im Plerom (P) differenziert sich in der Höhe der Einschnitte eine neue Abgrenzung des Pleroms (P_1, die punktierten Linien stellen die neuen Grenzen dar) gegen die durch seine Tätigkeit, besonders durch die Bildung der keilförmigen Gebilde entstandenen, nach außen verschobenen Elemente. Es ist ja aus der Figur gut zu ersehen, daß sich das Plerom in der Höhe der Einschnitte bedeutend verbreitert hat. Durch die neue Abgrenzung wird in der Höhe des oberen Einschnittes durch neue Elemente die Rinde unter der neuen Epidermis (E_1) ergänzt, so daß hier die Wunde etwa so wie bei der in Fig. 52 dargestellten Wurzel geheilt wird. Bei dem zweiten Einschnitte wird jedoch das Plerom gegen die neue Wurzelspitze nicht völlig geschlossen.

Ich habe einige Wurzeln, welche eine ähnliche neue Spitze gebildet hatten, weiter kultiviert, und fand, daß dieselbe bald ihr Weiterwachstum einstellt und daß die ursprüngliche Spitze ihre leitende Stellung wieder aufnimmt. Anders in Fällen, wo die Einschnitte tiefer geführt wurden. In den meisten Fällen wird auch hier eine einzige neue Spitze gebildet, die alte krümmt sich zur Seite und stellt ihre Weiterentwicklung ein. Wo an beiden Einschnitten Regenerationsprozesse beginnen, da wird auch der die alte Spitze mit dem Wurzelkörper verbindende Teil callusartig, und die beiden provisorischen Hauben verbinden sich zu einer einzigen. Dieselbe wird dann von dem Wurzelmeristem durch ein Transversalmeristem abgegrenzt und es entsteht schließlich eine einheitliche Wurzelspitze. Die ursprüngliche Spitze wird abgestoßen. An der Hand einiger Figuren will ich das eben Gesagte näher erläutern. In Fig. 72 ist ein medianer Längsschnitt durch eine Wurzel dargestellt, welche vier Tage nach der Verwundung fixiert wurde. Die beiden Einschnitte wurden etwa bis in ein Drittel des Pleroms geführt (der gezeichnete Schnitt ist in dieser Beziehung nicht ganz symmetrisch), einer ist ein wenig tiefer. An der oberen Wundfläche dieses Einschnittes hat sich eine neue Spitze gebildet, die alte ist zur Seite gekrümmt. Sie enthält bloß

gegenüber dem Verbindungsstück einige Teilungsfiguren, in ihrer Haube gibt es keine Stärke mehr, hingegen sind hier die Kerne noch immer prompt beweglich. Das die alte Spitze mit dem Wurzelkörper verbindende Gewebe (Fig. 72 *x*) wird callusartig, so daß nicht daran zu zweifeln ist, daß im weiteren Entwicklungsgange der Wurzel die alte Spitze abgestoßen wird.

Die Figuren 73 und 74 sollen beweisen, wie beträchtliche relative Lageveränderungen der Einschnitte nach der Verwundung stattfinden können, wenn dieselben nicht in gleicher Höhe geführt wurden. Und doch war die Differenz in dem letzten Falle (Fig. 74) ganz unbedeutend. Die punktierte Linie verbindet nämlich die

Fig. 72. Fig. 73. Fig. 74.

Längsschnitte durch Wurzeln von *Vicia faba*, welche durch zwei in gleicher Höhe geführte Quereinschnitte verwundet wurden. Fig. 72 vier, Fig. 73 u. 74 drei Tage nach der Verwundung.

Stellen, wo die beiden Schnitte einsetzten. In beiden Fällen bildet sich eine neue Spitze, welche die alte ersetzen soll, an den tieferen Einschnitten, mögen dieselben dem Transversalmeristem näher oder von demselben entfernter liegen. Doch darf die Entfernung der beiden Einschnitte von einander nicht zu groß sein. Ist dieselbe ursprünglich größer als etwa 0,25—0,3 mm, so kombiniert sich nicht mehr die Wirkung der beiden Einschnitte. In allen bisherigen Fällen war nämlich kein Einschnitt bis zur Mitte des Pleroms eingedrungen, und doch traten Regenerationsprozesse ein. Da nach Verwundung durch einen einzigen Quereinschnitt nie Regeneration stattfindet, wenn derselbe nicht über die Hälfte oder wenigstens bis zur Hälfte des Pleroms durchgedrungen ist, so muß für die soeben angeführten Fälle angenommen werden, daß sich in demselben die Wirkung der beiden Einschnitte kombiniert hat.

Schließlich kommen wir zu Versuchen, wo durch zwei in gleicher Höhe etwa bis zu einem Drittel des Pleromdurchmessers geführte Quereinschnitte an beiden Einschnitten Regenerationsprozesse ausgelöst wurden. Dieselben beginnen auch hier mit einer Differenzierung von provisorischen Hauben mit je einer Statocytengruppe an den oberen Wundflächen. Dieselben sind an den Figuren 75 *a*—*c* zu sehen (*p W*). Die Wurzel, auf welche sich diese Figuren beziehen, wurde senkrecht zu der die beiden neuen Wurzelspitzen verbindenden Linie geschnitten. Die Figuren 75 *a* und 75 *c* sind daher tangentiale Schnitte. Fig. 75 *b* ist ein ungefähr medianer Längsschnitt durch dieselbe Wurzel. Das Gewebe, welches die alte Spitze mit dem Wurzelkörper verbindet (*C*) ist schon callus-

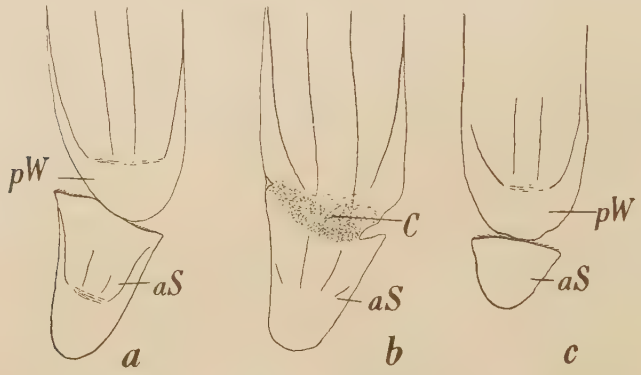


Fig. 75. — Drei Längsschnitte durch eine wie in Fig. 71 verwundete Wurzel, 3 Tage nach der Verwundung.

artig hypertrophiert, an der Grenze zwischen demselben und dem Wurzelmeristem bildet sich ein neues Transversalmeristem. Das callusartige Verbindungsstück (*C*) enthält zwar noch keine Statolithenstärke, ich habe jedoch bei anderen Wurzeln gesehen, daß sie sich in demselben später entwickeln kann, wodurch eine einheitliche Statocytengruppe entsteht. Auch das Transversalmeristem wird einheitlich, so daß schließlich Verhältnisse resultieren, wie wenn die Wurzel dekapitiert gewesen wäre. Die alte Spitze wird schließlich mit den äußeren Zellen der provisorischen Wurzelhaube abgestoßen. Auch in diesem Falle muß angenommen werden, daß sich die Wirkung der beiden Einschnitte kombiniert und so eine Regeneration ausgelöst wird. Denn die Einschnitte erreichten nicht die Mitte des Pleroms. Da sie ungefähr gleich tief waren, so beginnen an beiden oberen Wundflächen regenerative Prozesse,

dieselben erstrecken sich später jedoch auch auf den nicht durchschnittenen Teil der Wurzelspitze. Hier geht die Callusbildung eigentlich interkalar vor sich.

Leichter als durch zwei in gleicher Höhe geführte Quereinschnitte wird die Bildung von zwei Wurzelspitzen an einer Wurzel durch zwei in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten schräg nach oben (Fig. 1 *g*) geführte Einschnitte ausgelöst. In den Seitenlappen erscheint da schon zwei Tage nach der Verwundung reichliche Statolithenstärke, am dritten Tage sind die beiden Seitenlappen, wenn die Einschnitte mindestens bis zu einem Viertel des Pleroms geführt wurden, zu neuen Wurzelspitzen umgebildet. Es kommt nun vor, daß sie hierauf ihr Weiterwachstum einstellen, die ursprüngliche Spitze wächst nach Vorübergang des Regenerationsvorganges normal weiter. Oder aber die alte Spitze stellt ihr Wachstum ein und wird durch eine von den neuen ersetzt. Selten wachsen beide neuen Spitzen mit gleicher Intensität weiter.

Aber man kann auch die Wurzel durch zwei in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten schräg nach unten geführte Einschnitte, die allerdings bis zu einem Drittel des Pleromdurchmessers reichen müssen (Fig. 1 *j*), zur Bildung einer neuen Spitze anregen. Dieselbe entsteht interkalar oberhalb der die alte Spitze mit dem Wurzelkörper verbindenden Zone. In dieser Zone selbst wird die Stärke abgelagert, aber auch an den oberen Wundflächen selbst wird eine Callushypertrophie gebildet,[1]) welche Stärke enthalten kann und mit jenen interkalar gelegenen Zellen eine einheitliche Haube mit einem einheitlichen Statocytencomplex vorstellt. Natürlich entsteht nur immer eine einzige neue Wurzelspitze, die ursprüngliche Spitze wird plasmaarm, stellt ihr Wachstum sowie die Teilungsvorgänge ein, verliert ihre Stärke und wird gleichzeitig mit den äußeren Zellschichten der neuen Haube abgestoßen.

Diese Versuche, wo durch zwei in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten geführte Einschnitte die Regeneration ausgelöst wird, sind für die Frage nach den Faktoren, welche die Regeneration auslösen, von großer Wichtigkeit. Wir können auf Grund derselben annähernd bestimmen, welches Gewebe das entscheidende bei der Verwundung ist. Wenn zwei ungefähr in ein Viertel des Pleromdurchmessers eindringende Einschnitte denselben Effekt

[1]) Da die Einschnitte schräg geführt wurden, so beschränkt sich die Bildung der Callushypertrophie auf die unteren Teile der betreffenden Wundflächen.

haben, wie ein einziger über die Mitte des Pleroms geführter Einschnitt, so kann es sich, da dem Periblem keine Bedeutung zukommt, nicht um die Zahl der durchschnittenen Pleromreihen handeln, sondern um das periphere Pleromgewebe. Ringelversuche werden nun lehren, daß es höchst wahrscheinlich auf das Durchschneiden des Perikambiums ankommt und daß es sich in erster Reihe um die Unterbrechung der korrelativen Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem Wurzelmeristem handelt.

Wir haben soeben angegeben, daß zwei ungefähr in gleicher Höhe geführte Einschnitte einen anderen Erfolg haben als zwei zwar auch von entgegengesetzten Seiten, aber nicht in gleicher Höhe geführte Einschnitte (Fig. 1 *f*). Dann kombiniert sich nämlich der Erfolg der beiden Einschnitte nur, wenn durch den oberen das ganze Plerom durchschnitten wurde, wodurch der Zufluß von Nahrungsstoffen in den unter der Wunde liegenden Teil der Wurzelspitze unterbrochen wird. Hingegen verhalten sich an jeder Wundfläche die durch die einzelnen Einschnitte ausgelösten Prozesse ungefähr so, wie wenn die Wurzel bloß durch einen Quereinschnitt verwundet wäre. In den Versuchen wurde der Einschnitt dicht hinter dem Transversalmeristem, ein wenig über die Mitte des Pleroms, geführt, der zweite jedoch ein wenig höher, von dem ersten etwa 0,25, 0,5—0,75 mm entfernt. Es ist leicht einzusehen, daß man durch Variation der Tiefe der Einschnitte sowie der Entfernung der beiden Einschnitte vom Transversalmeristem und von einander recht verschiedene Resultate erzielen könnte. Ich will hier jedoch bloß Fälle hervorheben, welche von einiger Wichtigkeit für die Schlußfolgerungen über die Bedingungen der Regenerationsprozesse sein könnten. Zunächst sollen dieselben übersichtlich zusammengestellt werden.

1. Beide Einschnitte wurden in einer solchen Entfernung von dem Transversalmeristem geführt, daß an beiden oberen Wundflächen eine direkte Regeneration möglich wäre. Sie erreichen jedoch kaum die Mitte des Pleroms. Es erfolgt keine regenerative Neubildung von Wurzelspitzen. Die Wunden vernarben.

2. Der obere Einschnitt wird in der Zone geführt, wo nur eine partielle, der untere, wo noch eine direkte Regeneration möglich ist. Beide erreichen kaum die Mitte des Pleroms. Es werden keine regenerativen Prozesse ausgelöst, die untere Wunde vernarbt völlig, die obere sehr unvollkommen.

3. Beide Einschnitte wurden in der Zone, wo direkte Regeneration möglich ist, und zwar etwas über die Mitte des Pleroms geführt. An beiden oberen Wundflächen wird eine neue Spitze gebildet, welche mit Statocytenkomplexen versehen ist.

4. Die Einschnitte wurden wie im letzten Fall geführt, bloß einer reicht über die Mitte des Pleroms. An der oberen Wundfläche dieses Einschnittes wird eine neue Spitze gebildet, die andere Wunde vernarbt, mag sie die obere oder die untere sein.

5. Der untere Einschnitt wird in der Zone, wo direkte Regeneration möglich ist, geführt, er dringt bis über die Mitte des Pleroms. Der andere ist gleich tief, aber er befindet sich schon in der Zone der partiellen Regeneration. Es erfolgt bloß an dem unteren Einschnitte eine Regeneration, an dem oberen entwickelt sich höchstens langsam ein Callus, der jedoch keine Statolithenstärke enthält.

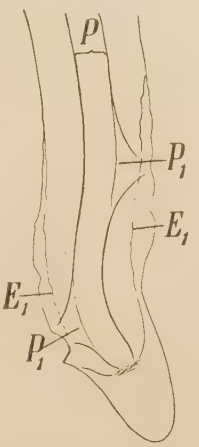


Fig. 76. — Längsschnitt durch eine Wurzel von *Vicia faba*, welche durch zwei in ungleicher Höhe geführte Quereinschnitte verwundet wurde, drei Tage nach der Verwundung.

6. Beide Einschnitte wurden in der Zone geführt, wo bloß eine partielle Regeneration möglich ist, beide reichen bis über die Mitte des Pleroms. Bloß am unteren Einschnitt wird eine neue Spitze gebildet, der obere vernarbt nur, und zwar recht unvollkommen. Bloß in diesen zwei letzten Fällen äußert sich eine gewisse Polarität in der Regeneration, denn es wird durch eine in jüngerer Zone ausgelöste Regeneration ein solcher Vorgang in der oberen, der Streckungszone näher gelegenen Zone verhindert. Das gilt jedoch nur unter der Bedingung, daß beide Einschnitte gleich tief in die Wurzel eingedrungen sind. Sonst könnte man auch ein scheinbar umgekehrtes Ergebnis erzielen. Wenn z. B. der obere Einschnitt das ganze Plerom durchdrungen hätte, der untere bloß ein wenig über die Mitte des Pleroms reichen würde, so könnten an diesem die Regenerationsprozesse früh eingestellt werden, wogegen an der oberen Wunde eine neue Spitze gebildet wäre.

Einige Beispiele mögen diese Übersicht ergänzen. In Fig. 76 ist ein medianer Längsschnitt durch eine Wurzel dargestellt, welche durch zwei nicht ganz bis zur Mitte des Pleroms reichende, 0,3 mm von einander entfernte, von entgegengesetzten Seiten geführte Einschnitte verwundet und nach drei Tagen fixiert wurde. Die

Einschnitte erscheinen geheilt. An ihrer Vernarbung nahm besonders das keilförmige Gebilde teil, ähnlich, wie wir das für ähnliche Fälle, wo die Wurzel durch einen Einschnitt verwundet wurde, angegeben haben (vgl. Fig. 52). Auch hier wird unter einigen callusartigen Schichten eine neue Epidermis gebildet (E_1), im keilförmigen Gebilde tritt eine neue Abgrenzung des Pleroms (P_1) gegen die äußeren Schichten auf. Es erscheint die Wurzel nach drei Tagen fast wieder so, wie sie vor der Verwundung war. Viel unvollkommener erscheint die Heilung, wenn die Einschnitte in einer größeren Entfernung von dem Transversalmeristem geführt wurden (Fig. 77), was durch die geringe Entwicklung der keil-

Fig. 77.

Fig. 78.

Fig. 79.

Längsschnitte durch Wurzeln von *Vicia faba*, welche durch zwei in ungleicher Höhe geführte Quereinschnitte verwundet wurden, Fig. 77, 78 drei, Fig. 79 vier Tage nach der Verwundung.

förmigen Gebilde bedingt wird. Da bleibt besonders von dem oberen Einschnitte eine klaffende Wunde zurück. Daß sich in solchen Fällen die beiden Einschnitte in ihrer Wirkung nicht kombinieren, beweist auch die Fig. 78. Sie stellt einen Medianschnitt durch eine Wurzel dar, welche dicht hinter dem Transversalmeristem durch einen nicht bis zur Mitte des Pleroms eindringenden Schnitt und weiter in der Zone, wo nach einem tiefen Einschnitt bloß eine partielle Regeneration stattfindet, tief angeschnitten und drei Tage nach der Verwundung fixiert wurde. Es traten keine Regenerationen ein.

Daß auch zwei neue Wurzelspitzen an einer Wurzel gebildet werden können, beweisen die Figuren 79 und 80. Die Wurzeln,

auf welche sie sich beziehen, wurden vier Tage nach der Verwundung fixiert. In Fig. 79 war der untere Einschnitt tiefer, der obere reichte ganz wenig über die Mitte des Pleroms. Die untere neue Spitze ist mächtiger als die obere. Beide enthalten in ihren Hauben Statolithenstärke, beide sind durch direkte Regeneration entstanden. Bei der anderen Wurzel (Fig. 80) wurde der obere Einschnitt bedeutend tiefer als zur Mitte des Pleroms geführt, ähnlich der untere. Es erscheint jedoch die obere neue Spitze viel mächtiger, als die untere. Sie wird durch eine von der Wunde sich verbreitende callöse Hypertrophie der Zellen (*C*) von dem unter dem Einschnitte befindlichen Teile der Wurzel allmählich abgetrennt. Die untere Spitze ist schwach ausgebildet, die Differenzierung eines Transversalmeristems ist offenbar in ihren Anfangsstadien stecken geblieben. Dennoch sind in der provisorischen Wurzelhaube Zellen zu beobachten, welche Kerne, die sich wie spezifisch schwerere Körperchen verhalten, besitzen, und in welchen auch ganz schwache Plasmaansammlungen erscheinen. Stärkekörner habe ich in ihnen nicht beobachtet. Hingegen enthält die provisorische Haube der oberen neuen Spitze sehr reichliche Statolithenstärke. Bemerkenswert ist noch der Umstand, daß die unter den Einschnitten gelegenen Teile der Wurzel sich nicht so energisch zur Seite krümmen, wie das geschieht, wenn bloß eine Wurzelspitze regeneriert wird. Die ursprünglichen Wurzelspitzen enthalten keine Statolithenstärke (die Kerne ihrer Statocyten sind jedoch noch beweglich) und auch keine Teilungsfiguren mehr. Sie werden offenbar aus dem weiteren Entwicklungsgange der Wurzel ausgeschaltet. Aber das wäre wohl auch mit der unteren neuen Spitze der in Fig. 80 dargestellten Wurzel geschehen. Sie enthält ebenfalls keine Stärke und äußerst spärliche Teilungsfiguren, die obere neue Spitze steht in der Richtung der Wurzelachse. Ob bei der in Fig. 79 dargestellten Wurzel sich die beiden neuen Spitzen weiter entwickelt hätten, ist nicht zu entscheiden, obzwar bemerkt wurde, daß die untere Spitze mächtiger ist.

Fig. 80. — Längsschnitt durch eine Wurzel, welche durch zwei in ungleicher Höhe geführte Einschnitte verwundet wurde, 4 Tage nach der Verwundung.

Figur 81 stellt eine durch zwei Quereinschnitte verwundete Wurzel dar, bei welcher bloß an dem unteren Einschnitt eine

Regeneration stattgefunden hat. Die alte Spitze ($a\,S$) ist zur Seite gekrümmt, die neue hat ihre Richtung und Beschaffenheit angenommen. Die Wundflächen des oberen Einschnittes sind teilweise verwachsen, doch läßt sich noch gut bei eingehender mikroskopischer Untersuchung erkennen, daß der Schnitt über die Hälfte des Pleroms reichte. Die Wunde ist teilweise durch die erwähnte Verwachsung und teilweise durch das mächtige keilförmige Gebilde geheilt. Unter den äußeren callusartig veränderten Zellen bildet sich eine neue Epidermis (E_1) aus, auch das Plerom wird im Bereiche des keilförmigen Gebildes durch eine neue Grenze (P_1) gegen die äußeren Zellschichten abgegrenzt. Der obere Einschnitt wurde da in der Zone der partiellen Regeneration geführt, und obzwar er genug tief reichte, wird dennoch keine Regeneration durch denselben ausgelöst. Offenbar wird die partielle Regeneration durch die vor sich gehende direkte korrelativ unterdrückt.

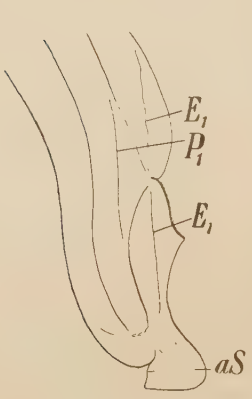


Fig. 81.

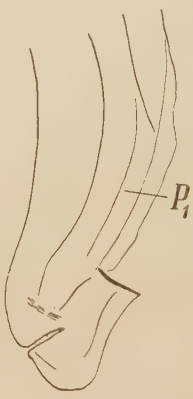


Fig. 82.

Längsschnitte durch Wurzeln, welche durch zwei in ungleicher Höhe geführte Einschnitte verwundet wurden, 4 Tage nach der Verwundung.

Schließlich stellt Fig. 82 einen medianen Längsschnitt durch eine Wurzel dar, welche durch zwei Einschnitte (in der Zone der direkten Regeneration) verwundet und nach vier Tagen fixiert wurde. Der obere Schnitt war nicht bis zur Mitte des Pleroms geführt, der untere reichte über die Mitte desselben. Nur durch diesen wird eine Regeneration ausgelöst.

Spezielle Versuche wurden noch ausgeführt, um zu beweisen, daß die Regeneration von dem Zufluß der Baustoffe abhängig ist Es wurde durch einen in der Streckungszone geführten Einschnitt das ganze Plerom durchschnitten und hierauf die Wurzel noch durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem geführten, genügend tiefen Einschnitt verwundet. Nach drei Tagen war an der oberen Wundfläche des unteren Einschnittes eine provisorische Wurzelhaube mit Spuren von Statolithenstärke entwickelt, zur Ausbildung eines Transversalmeristems ist es nicht gekommen. Aber es genügt schon, den oberen Einschnitt etwa bis in drei Viertel

des Pleroms zu führen, um den Regeneratiosprozeß in ähnlicher Weise zu hemmen.

Andere Resultate ergaben Versuche, wo die Wurzel durch zwei von derselben Seite übereinander geführte Einschnitte verwundet wurde (Fig. 1 *e*). Der untere Einschnitt wurde dicht hinter dem Transversalmeristem, der obere 0,2—0,3 mm höher geführt. Je nach der Tiefe der Einschnitte kann man mannigfache Vernarbungen und Regenerationen erzielen. Doch tritt niemals, wenn die beiden Einschnitte gleich tief sind, Regeneration an der oberen Wundfläche des unteren Einschnittes auf. Der zwischen den beiden Einschnitten befindliche Teil des Wurzelmeristems wird callusartig und meist abgestoßen. An der oberen Wundfläche des oberen Einschnittes wird, wenn dieser genügend tief war, eine neue Spitze gebildet (Fig. 83 *n S*), an der analogen Fläche des unteren Einschnittes wird nur in der Nachbarschaft der intakten Wurzelseite ein regenerativer Prozeß ausgelöst. Hingegen wird hier in dem intakten, die alte Spitze (*a S*) mit dem Wurzelkörper verbindenden Gewebe interkalar eine neue provisorische Haube (*i H*) gebildet, ebenso tritt hier auch auf der Grenze zwischen der interkalaren Haube (welche auch einen deutlichen Statocytenkomplex enthält) und dem oberen meristematischen Teile der intakten Wurzelseite ein neues Transversalmeristem auf. Wir sehen, daß in einer Wurzelspitze Regenerationsvorgänge in zwei verschiedenen Arten simultan vor sich gehen können. Der zwischen den beiden Einschnitten liegende Teil des Wurzelmeristems wird, wie schon angegeben wurde, in seinen äußeren Zellschichten callusartig (Fig. 83 *C*). Unter diesen Schichten differenziert sich eine neue Epidermis (E_1), ein Teil des ursprünglichen Pleroms ergänzt auf der verwundeten Seite die Rinde, da sich in demselben eine neue Endodermis, sowie ein neues Perikambium differenziert (P_1). Das hat allerdings zur Folge, daß die interkalar entstandene neue Spitze dünner ist, als die ursprüngliche. Welche von den beiden neuen Spitzen weiter wachsen wird, das hängt von der Tiefe des oberen Einschnittes

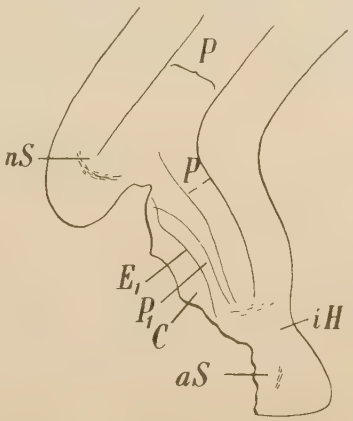


Fig. 83. — Längsschnitt durch eine Wurzel, welche durch zwei übereinander geführte Quereinschnitte verwundet wurde, 4 Tage nach der Verwundung.

ab. Man bekommt Wurzeln, wo später beide Spitzen gleich stark wachsen, häufiger solche, wo die obere (wenn der Einschnitt bedeutend tiefer als zur Mitte des Pleroms eingedrungen ist) stark wächst und die untere ihre Weiterentwicklung einstellt, aber es kann auch (wenn der obere Einschnitt bloß ein ganz wenig über die Mitte des Pleroms geführt wurde) umgekehrt sein.

Auch in solchen Versuchen kann man erzielen, daß bloß eine neue Spitze gebildet wird, und zwar so, daß man einen Einschnitt nicht über die Mitte des Pleroms führt. So regenerierte die in Fig. 84 dargestellte Wurzel bloß am oberen Einschnitt, weil nur dieser über die Mitte des Pleroms reichte, wogegen der untere dieselbe nicht erreicht hatte. Der untere Einschnitt wird geheilt, und zwar so, daß ein Teil der äußeren Zellschichten an der verwundeten Flanke callusartig wird (C), unter demselben bildet sich eine neue Epidermis (E_1). Das ursprüngliche Plerom (P) gibt einen Teil seiner Zellreihen an der verwundeten Flanke an die Rinde ab, derselbe wird durch eine neue Endodermis (samt dem Perikambium, P_1) von den ursprünglichen Pleromelementen abgegrenzt.

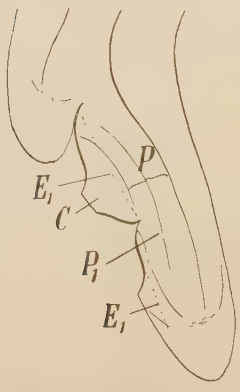


Fig. 84. — Längsschnitt durch eine Wurzel, welche durch zwei übereinander geführte Quereinschnitte verwundet wurde, 4 Tage nach der Verwundung.

Die in Fig. 84 abgebildete Wurzel enthielt in der Haube der ursprünglichen Spitze reichliche Statolithenstärke, und da dieselbe in schräger Lage sich befand, so waren in den Statocyten auch deutliche Plasmaansammlungen entwickelt. Die alte Spitze enthielt zahlreiche Teilungsfiguren. Auch die neue Spitze enthielt in ihrer Haube Statolithenstärke, doch war ihre Menge geringer als in der alten Spitze.

Es wurden auch Wurzeln durch mehrere von derselben Seite übereinander geführte Quereinschnitte verwundet. So z. B. durch zehn 0,2—0,25 mm von einander entfernte bis zur Mitte des Pleroms oder über dieselbe reichende Einschnitte. An einer jeden Wurzel wurden alle Einschnitte ungefähr gleich tief geführt. Je nach der Tiefe der Einschnitte bekommt man auch hier verschiedene Resultate. Selten wird jedoch an einer der oberen Wundflächen eine neue Spitze gebildet. Wenn Neubildung einer Wurzelspitze stattfindet, so handelt es sich meist um eine interkalare Differenzierung. Sonst wird ein Teil der äußeren Zellschichten an der verwundeten

Seite callusartig, unter ihnen entsteht eine neue Epidermis, durch Bildung von keilförmigen Gewebekomplexen werden die dem Transversalmeristem nahe liegenden Einschnitte geheilt, obzwar viel unvollkommener, als wenn es sich um einen oder zwei Einschnitte handelt, die der Streckungszone genäherten Einschnittte werden überhaupt nicht geheilt oder vernarbt.

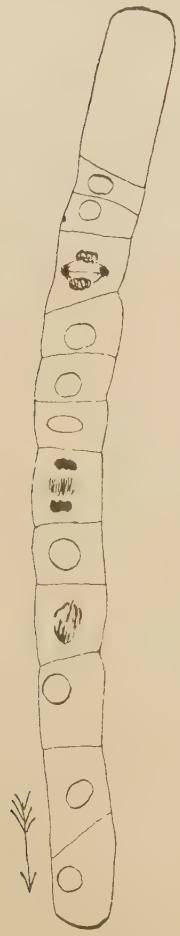


Fig. 85. — Zellreihe aus einer Querscheibe, die durch 2 Quereinschnitte hergestellt wurde, 2 Tage nach der Verwundung. Der Pfeil gibt die Richtung zum Transversalmeristem an.

24 Stunden nach der Verwundung enthalten die Wurzelhauben noch Statolithenstärke, wenn sich die Wurzelspitze nicht in ihrer Ruhelage befindet, so enthalten die Statocyten Plasmaansammlungen. Die durch die Einschnitte entstandenen Scheibchen haben noch ihre ursprüngliche Form und enthalten meist keine Teilungsfiguren; wenn solche vorhanden sind, so beschränkt sich ihr Vorkommen auf die Pleromzellen. 48 Stunden nach der Verwundung sind in der meristematischen Zone der Wurzel nur noch 5—6 Einschnitte vorhanden, die übrigen befinden sich schon in den älteren, sich noch streckenden oder schon ausgewachsenen Partien. Die einzelnen Scheiben sind in ihren peripheren äußeren Teilen viel dünner als da, wo sie mit dem intakten Wurzelkörper zusammenhängen. Die den Wundflächen anliegenden Zellen sind callusartig, man kann ganz gut sehen, wie sich die Veränderung der meristematischen Zellen von den Wundflächen verbreitet. In den zwischen je zwei Einschnitten verlaufenden Zellreihen sind die peripheren callusartig, die mittleren noch meristematisch, ja es zeigen sich hier noch Teilungsfiguren (Fig. 85).

Fig. 86. — Längsschnitt durch eine Wurzel, welche durch mehrere übereinander geführte Einschnitte verwundet wurde, 2 Tage nach der Verwundung.

Bei der in Fig. 86 dargestellten Wurzel wurde der erste Einschnitt in der Höhe des Transversalmeristems geführt, der zweite etwa 0,2 mm höher. Die oberhalb dieses zweiten Einschnittes punktiert

dargestellte Partie wird callusartig, sie verbreitet sich vom Einschnitte auch in die intakte Wurzelseite. Sie stellt, wie man auf Grund anderweitiger Erfahrungen behaupten kann, den Anfang einer provisorischen, interkalar entstehenden Wurzelhaube vor. Die keilförmigen Gebilde sind äußerst schwach entwickelt.

Drei Tage nach der Verwundung befinden sich nur noch etwa 3 Einschnitte in dem meristematischen Teile der Wurzel. Dieselben sind recht unvollständig geheilt, da die keilförmigen Gebilde schwach entwickelt sind. Unter den callusartigen äußeren Zellreihen der verwundeten Seite differenziert sich eine neue Epidermis (Fig. 87 E_1). Bei der in Fig. 87 dargestellten Wurzel wurden die Einschnitte bloß bis zur Mitte des Pleroms geführt, der erste Einschnitt setzte eben unter dem Transversalmeristem ein. Es wird keine neue Spitze gebildet. Aus dem Vergleiche mit der Fig. 86 erhellt, daß sich die durch die Einschnitte entstandenen Querscheiben bedeutend verlängern können. Ihre äußersten Zellreihen verlängern sich weniger als die der intakten Hälfte der Wurzel näher gelegenen. Sie enthalten auch keine, oder nur sehr spärliche Teilungsfiguren. Ähnliche Verhältnisse trifft man vier Tage nach der Verwundung. Wo neue Spitzen gebildet werden, erscheinen sie erst jetzt völlig ausgebildet, d. h. auch ein neues Transversalmeristem ist differenziert. Wenn in der Zone der direkten Regeneration ein Schnitt besonders tief, z. B. fast durch das ganze Plerom eingedrungen ist, so wird da eine direkte Regeneration ausgelöst. Die neue Haube sowie das Transversalmeristem sind zur intakten Seite der Wurzel verschoben, häufig differenziert sich ein Teil der Haube und des Transversalmeristems interkalar. In jedem Falle wird durch die zahlreichen Einschnitte sowohl die eventuelle Regeneration als auch die Wundheilung bedeutend gehemmt. Es ist zu bedenken, daß durch die oberen Einschnitte der Zufluß von plastischen Stoffen zu den Wundflächen der unteren Einschnitte eingestellt oder wenigstens stark beschränkt wird. Außerdem wird durch mehrere Einschnitte auch der Wundreiz be-

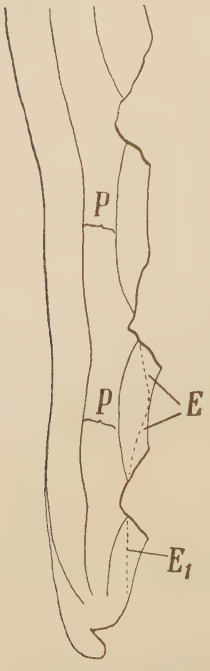


Fig. 87. — Längsschnitt durch eine Wurzel, welche durch mehrere übereinander geführte Einschnitte verwundet wurde, 3 Tage nach der Verwundung.

deutend im Vergleiche mit jenem, der nach einem oder zwei Einschnitten eintritt, vergrößert und auch dies könnte mitwirken. Schließlich verlieren die Querscheiben ihren organischen Zusammenhang mit den oberen Teilen des Wurzelkörpers, wodurch ebenfalls die Regenerationstätigkeit an den oberen Wundflächen einzelner Einschnitte herabgesetzt werden könnte.

In den bisherigen Versuchen wurden die Wurzeln quer oder schräg angeschnitten. In den nachfolgenden Absätzen soll über Beobachtungen referiert werden, welche an dekapitierten und eingeschnittenen oder längsgespaltenen Wurzeln angestellt wurden, weiter über Versuche, wo Quer- und Längsschnitte miteinander oder noch mit queren und schrägen Einschnitten kombiniert wurden. Es handelte sich hauptsächlich um die Feststellung, ob in einer Wurzel mehrere Regenerationsvorgänge vor sich gehen können und ob sich durch bestimmt geführte Einschnitte die Vorgänge auf bestimmte Teile der Wundfläche beschränken lassen.

Die einfachsten Versuche waren solche, wo die Wurzel *(Vicia faba)* durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem geführten Querschnitt dekapitiert und hierauf durch einen 0,25—0,3 mm höher ein wenig über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet wurde (Fig. 1 *s*). Die Tiefe dieses Quereinschnittes wurde in weiteren Versuchen variiert, so daß weniger als die Hälfte oder eben die Hälfte des Pleroms und schließlich das ganze Plerom durchschnitten wurde. Als allgemeines Ergebnis kann angeführt werden, daß die Regeneration an der durch den Querschnitt entstandenen Wundfläche an der verwundeten Flanke überhaupt nicht vor sich ging oder viel schwächer als an der anderen Seite, so daß die neue Wurzelspitze an der Wundfläche exzentrisch zur Anlage kam. Auch an der oberen Wundfläche ging eine Regeneration vor sich, welche sich in keiner Weise von jener unterschied, die wir an angeschnittenen und sonst nicht weiter verwundeten Wurzeln beobachtet haben.

In den Einzelheiten ließen sich zahlreiche Verschiedenheiten feststellen, daher hier einige wichtigere Fälle speziell beschrieben werden sollen. Dabei werden wir auch Gelegenheit haben, die Entwicklung der Statocytenkomplexe zu verfolgen. Es wurden zu den Versuchen 1—2 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* benutzt. Dieselben wurden zwei und drei Tage nach der Verwundung fixiert oder frisch untersucht.

Zwei Tage nach der Verwundung ist schon eine deutliche provisorische Wurzelhaube an jenen Stellen, wo eine neue Spitze gebildet werden soll, entwickelt und es beginnt sich in ihren zentralen Partien Statolithenstärke abzulagern. Doch ist ihre Menge noch gering und die Statocyten weisen, auch wenn sie sich in der Ruhelage befinden, Plasmaansammlungen auf. Fig. 88 stellt einen Längsschnitt durch eine dekapitierte Wurzel vor, welche durch einen, das ganze Plerom durchtrennenden Quereinschnitt verwundet wurde. An der oberen Wundfläche dieses Einschnittes hat sich eine mächtige provisorische Wurzelhaube gebildet, in welcher schon ein deutlicher Statocytenkomplex zu sehen ist (*S*). Ein Transversalmeristem beginnt sich noch nicht zu entwickeln.

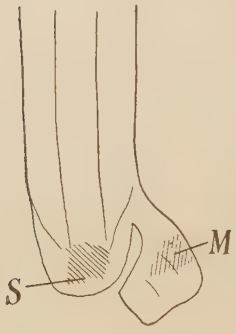


Fig. 88. — Längsschnitt durch eine Wurzel von *Vicia faba*, welche dekapitiert und quer angeschnitten wurde, 2 Tage nach der Verwundung.

Der unter dem Einschnitt befindliche Teil der Wurzel hängt mit dem Wurzelkörper nur noch durch Periblemschichten zusammen. An der intakten Seite hat er sich auch beträchtlicher verlängert, als an der anderen. An der Dekapitationswundfläche sind zwar auch Zellen callusartig entwickelt, sie sind jedoch viel kleiner und plasmaärmer als diejenigen der provisorischen Wurzelhaube. Nur ein kleiner Teil der unter dem Einschnitte befindlichen Wurzelpartie besteht aus meristematischen Zellen (Fig. 88 *M*), er befindet sich an der intakten Seite; auch das hängt wohl damit zusammen, daß hier der durch den Einschnitt abgetrennte Teil des Wurzelmeristems noch mit dem Wurzelkörper zusammenhängt. An dieser Seite sind auch die callusartigen Zellen der Dekapitationswundfläche etwas länger als an der entgegengesetzten Seite, es ist da auch ein kleiner Komplex von Zellen zu sehen, die winzige Statolithenkörner, im physikalisch unteren Teile liegende Kerne, hier und da auch schwache Plasmaansammlungen aufweisen. An dieser Seite wurden weiter auch ein paar Teilungsfiguren gesehen. Es ist nicht zu bezweifeln, daß hier eine Regeneration beginnt, doch ist kaum anzunehmen, daß dieselbe noch weiter fortschreiten könnte, denn die die Verbindung mit dem Wurzelkörper vermittelnden Zellen sind ebenfalls schon callusartig und schließen an die lateralen Teile der provisorischen Wurzelhaube an. Der Regenerationsvorgang an der unteren (Dekapitations-)Wundfläche

wird daher durch den Mangel an Nähr- und Baustoffen bald eingestellt werden. Jedenfalls erhellt aus diesen Beobachtungen, daß auch in ganz kleinen Scheibchen des Wurzelmeristems, welche mit dem Wurzelkörper durch keine einzige Perikambialreihe zusammenhängen, ein Regeneratiosvorgang ausgelöst werden kann.

Noch auffallender war der Anfang einer Regeneration bei der in Fig. 89 dargestellten Wurzel zu sehen. Der unter dem Einschnitt befindliche Teil hing auch nur durch Periblemzellen mit dem Wurzelkörper zusammen, aber dennoch stärker als es bei der in Fig. 88 dargestellten Wurzel der Fall war. An der oberen Wundfläche des Einschnittes ist eine mächtige provisorische Wurzelhaube mit einem Statocytenkomplex (*S*) entwickelt, welcher aus Zellen besteht, die dem Plerom und dem Periblem ursprünglich angehörten. An der Wundfläche, durch welche die Dekapitation geschah, ist ebenfalls eine provisorische Haube (S_1) entwickelt, obzwar sie viel weniger deutlich ist, da sie aus relativ kleinen Zellen besteht. Sie ist deutlich zur intakten Flanke des Wurzelkörpers verschoben und besteht meist aus Zellen, welche ursprünglich dem Periblem angehörten. Die Haube enthält äußerst spärliche Stärkekörner, einige Zellen enthalten leicht bewegliche Kerne und schwache Plasmaansammlungen. Der unter dem Einschnitte befindliche Teil der Wurzel enthält noch ziemlich viele Teilungsfiguren und besteht meist aus Zellen von meristematischem Charakter.

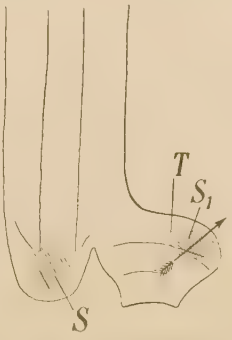


Fig. 89. — Längsschnitt durch eine Wurzel von *Vicia faba*, welche dekapitiert und quer angeschnitten wurde, 2 Tage nach der Verwundung.

Die provisorische Haube erscheint hier gewissermaßen in die äußerste Ecke der intakten Hälfte verschoben. Es ist nun wichtig, daß dadurch auch die Richtung der Teilungen, welche zur Differenzierung eines Transversalmeristems führen, im Vergleiche z. B mit der Regeneration an der oberen Wundfläche des Einschnittes verändert wird. Das Transversalmeristem beginnt sich nicht senkrecht auf die Längsachse der Wurzel (hier parallel mit der Wundfläche) zu differenzieren, sondern an der Grenze zwischen der provisorischen Haube und dem Wurzelmeristem durch schräg orientierte Teilungen (Fig. 89 *T*). Diese Teilungen erscheinen zunächst, wie mir scheint, im Perikambium und verbreiten sich von diesem auch auf das umgebende Gewebe. Die Längsachse der

neuen Wurzelspitze ist also etwa so orientiert, wie dies der Pfeil in Fig. 89 angibt. Man kann aus dieser Erscheinung schließen, daß die Richtung und Lage des Transversalmeristems von der Lage der provisorischen Haube abhängig ist.

Je weniger tief der Einschnitt reicht, desto weniger ist die provisorische Haube zur intakten Seite der Wurzel verschoben. So wurde der Einschnitt bei der in Fig. 90 dargestellten Wurzel bloß ein wenig über die Mitte des Pleroms geführt, die Haube (S_1) ist deutlich weniger vom Zentrum der Dekapitationswundfläche verschoben, als dies bei den bisher besprochenen Wurzeln der Fall war. Sie enthält schon einen Statocytenkomplex mit beweglicher Stärke. Die Anfänge des Transversalmeristems sind in

Fig. 90.

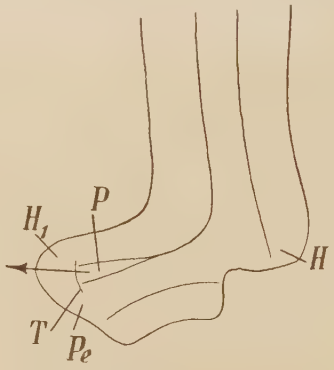


Fig. 91.

Längsschnitte durch Wurzeln von *Vicia faba*, welche dekapitiert und quer angeschnitten wurden, 2 Tage nach der Verwundung.

diesem Falle transversal orientiert. Die Regeneration an der oberen Wundfläche des Einschnittes geht direkt vor sich. Die provisorische Haube (S) ist da viel mächtiger als die untere (S_1).

Wird der Quereinschnitt in der Zone der partiellen Regeneration geführt, so ist zwei Tage nach der Verwundung die provisorische Haube an seiner oberen Wundfläche noch sehr ungenügend entwickelt (Fig. 91 H), schwächer als die provisorische Haube an der Wundfläche, durch welche die Dekapitation herbeigeführt wurde (H_1). Bei der in Fig. 91 dargestellten Wurzel war dieselbe ebenfalls zur intakten Seite der Wurzel verschoben, das Transversalmeristem begann sich schon zu differenzieren. Die Perikambialschicht hat zahlreiche Längsteilungen erfahren, wodurch die Anlage der neuen Spitze eine beträchtliche Verdickung erfahren hat. Das Plerom teilt sich in den der Wundfläche benachbarten

Teilen (*Pe*) durch zahlreiche auf dieselbe senkrecht gestellte Scheidewände, die Zellen verlängern sich in einer mit der Wundfläche parallelen Richtung. Das Transversalmeristem (*T*) beginnt sich an der Grenze zwischen der provisorischen Haube (H_1) und dem aus dem Perikambium entstandenen meristematischen Gewebe (*P*) zu differenzieren. Die Längsachse der Anlage der neuen Wurzelspitze ist durch den Pfeil angegeben. Wie man sieht, kann auch hier das Plerom die Rinde bilden, die Haube kann sowohl aus Plerom- als auch aus Periblemelementen entstehen. In der Zone der partiellen Regeneration entsteht sie jedoch viel leichter samt dem Statocytenkomplex aus dem Periblem, da man diesen häufig aus dem Zentrum der Wundfläche deutlich zur Seite, und zwar in das Periblem verschoben antrifft.

Fig. 92. — Längsschnitt durch eine Wurzel von *Vicia faba*, welche dekapitiert und quer angeschnitten wurde, 2 Tage nach der Verwundung.

Es erübrigt noch ein Beispiel für den Fall anzuführen, wo der Einschnitt nicht tief genug geführt wurde, so daß durch denselben keine Regeneration ausgelöst wird. Auch dann wird jedoch der Regenerationsvorgang an der Dekapitationswundfläche deutlich zur intakten Seite der Wurzel verschoben. Einen solchen Fall stellt Fig. 92 vor. Der Einschnitt wurde nicht bis zur Mitte des Pleroms geführt, er erscheint teilweise durch ein mächtiges keilförmiges Gebilde geheilt. An der Dekapitationswundfläche ist ein Callus entwickelt, welcher jedoch an der intakten Seite der Wurzel viel mächtiger ist und hier eine provisorische Wurzelhaube vorstellt (*H*). Dieselbe enthält schon deutliche Statocyten mit beweglicher Stärke. Sie wird hauptsächlich durch Periblemelemente gebildet. Trotzdem also durch den Einschnitt hier keine Regeneration ausgelöst wurde, erscheint dennoch die provisorische Haube stark zur intakten Seite der Wurzel verschoben. Diese Verschiebung kann daher nicht Folge von korrelativen Beziehungen der Wundfläche zu den an der oberen Wundfläche vor sich gehenden Regenerationsvorgängen sein.

Drei Tage nach der Verwundung findet man je nach der Tiefe der Einschnitte recht verschiedene Verhältnisse. War dieser zu tief, so wird der Regenerationsvorgang an der Dekapitationswundfläche eingestellt, dagegen ist an der oberen Wundfläche des

Einschnittes eine neue Spitze samt ihrem Transversalmeristem fertig ausgebildet. Reicht der Einschnitt ein ganz wenig über die Mitte des Pleroms, so erscheinen an der Wurzel zwei gleich mächtige Wurzelspitzen, eine an der oberen Wundfläche des Einschnittes, die andere an der Dekapitationswundfläche, jedoch bedeutend zur intakten Seite der Wurzel verschoben. Wurde der Einschnitt bloß etwa zur Mitte des Pleroms oder nicht einmal so tief geführt, so bildet sich nur an der Dekapitationswundfläche eine zur intakten Seite der Wurzel etwas verschobene Wurzelspitze. Aber es kann auch vorkommen, daß auf der oberen Wundfläche des Einschnittes eine neue Spitze angelegt wird, daß sie jedoch ihre Weiterentwicklung einstellt ohne noch fertig zu

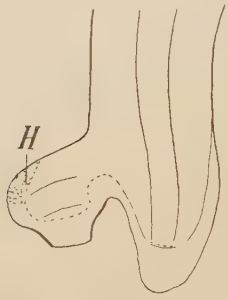


Fig. 93.

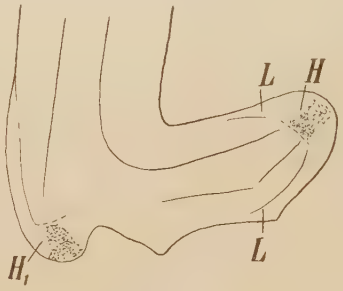


Fig. 94.

Längsschnitte durch Wurzeln, welche dekapitiert und durch Quereinschnitte verwundet wurden, 3 Tage nach der Verwundung.

sein und daß die an der Dekapitationswundfläche regenerierte Spitze kräftig wächst, wobei sie die terminale Stellung einnimmt.

In Fig. 93 haben wir ein Beispiel für den ersten Fall. Der unter dem Einschnitte befindliche Teil ist stark zur Seite gekrümmt, die punktierte Linie gibt die Grenze zwischen dem callusartigen und meristematischen Gewebe an. Die provisorische Wurzelhaube, welche sich an der Dekapitationswundfläche zu entwickeln begann (*H*), enthält keine Stärke mehr, wohl jedoch Kerne, die sich wie spezifisch schwerere Körperchen verhalten. Ein Transversalmeristem an der Grenze zwischen der Haube und dem Meristem ist nicht differenziert. Offenbar ist hier also der Regenerationsprozeß ganz eingestellt worden. Dagegen hat sich an der oberen Wundfläche des Einschnittes eine sich schon streckende neue Wurzelspitze gebildet.

Einen Fall, wo zwei neue Wurzelspitzen angelegt sind, stellt Fig. 94 dar. Beide sind ungefähr gleich stark, beide besitzen in ihren Hauben (H, H_1) Statolithenstärke. Der unter dem Einschnitte

liegende Teil des Wurzelkörpers ist meristematisch, die lateralen Teile der Wurzelhaube (L) reichen hier nicht allzu hoch. Eine ähnliche Wurzel stellt auch Fig. 95 vor, doch ist hier bemerkenswert, daß die Hälfte des unter dem Einschnitte gelegenen Teiles, von welchem der Einschnitt geschehen ist, fast nur aus callusartigen Zellen besteht, nur in der Mitte enthält sie einen isolierten Komplex von meristematischen Zellen (M). In diesen beiden Wurzeln ist ein deutliches Transversalmeristem an der Grenze zwischen den Hauben und dem Wurzelmeristem differenziert.

Schließlich sei auf die Fig. 96 hingewiesen. Die neue, an der Dekapitationswundfläche gebildete Spitze wächst kräftig und ist

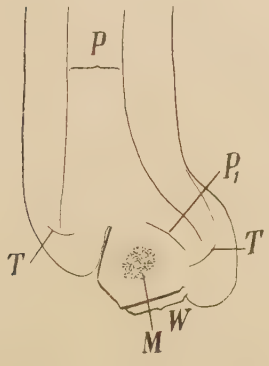


Fig. 95.

Fig. 96.

Längsschnitte durch Wurzeln, welche dekapitiert und durch Quereinschnitte verwundet wurden, 3 Tage nach der Verwundung.

schon fast ganz radiär geworden, von der ursprünglichen Verschiebung derselben zur intakten Seite der Wurzel ist fast nichts mehr zu bemerken. An der oberen Wundfläche des Einschnittes hat sich eine Callushypertrophie gebildet ($p\,H$), die jedoch keine Statolithenstärke mehr besitzt, die Kerne befinden sich jedoch noch in den physikalisch unteren Teilen der Zellen. Merkwürdig ist, daß hier das Transversalmeristem nur durch einige schräg gestellte Scheidewände an der inneren Flanke dieser Wurzelspitze angedeutet ist. Da in der ganzen Anlage keine Teilungsfiguren mehr zu finden waren, und auch die Zellen plasmaarm erschienen, so ist wohl anzunehmen, daß die Entwicklung dieser Spitze sehr früh durch den Einfluß der stark heranwachsenden, an der Dekapitationswundfläche gebildeten Wurzelspitze sistiert wurde, noch bevor das

Transversalmeristem vollständig ausgebildet wurde. Dennoch ist dasselbe wenigstens angedeutet, auch ist zu erwägen, daß nachdem die Zellen der fraglichen Wurzelanlage ihren meristematischen Charakter verloren haben, sie in die Länge gewachsen sind, so daß das ursprüngliche Gepräge des Transversalmeristems dabei verloren gehen konnte.

Nichts neues bieten die vier Tage nach der Verwundung fixierten Wurzeln. Je tiefer der Einschnitt geführt wurde, desto besser ist die neue Spitze, die an seiner oberen Wundfläche entstanden ist, entwickelt und ausgegliedert, desto weiter von dem neuen Vegetationspunkt ist der unter dem Einschnitte gelegene Teil entfernt.

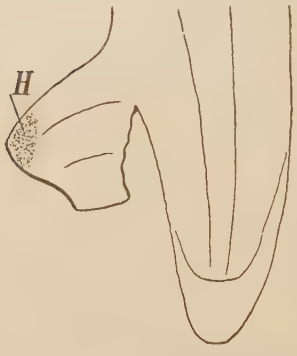


Fig. 97. — Längsschnitt durch eine Wurzel, welche dekapitiert und durch einen Quereinschnitt verwundet wurde, 4 Tage nach der Verwundung.

An der Dekapitationswundfläche ist dann entweder früh jede weitere Differenzierung einer zweiten Spitze eingestellt worden (Fig. 97), was dann der Fall ist, wenn der Einschnitt das ganze Plerom durchdrungen hat. Die hier angelegte provisorische Wurzelhaube (Fig. 97 *H*) enthält keine Stärke mehr, wohl jedoch Kerne, die sich wie spezifisch schwerere Körperchen verhalten. Oder es ist an der Dekapitationswundfläche ein neuer Vegetationspunkt samt einem Transversalmeristem ausgebildet, der jedoch sein weiteres Wachstum eingestellt hat, da in demselben keine Teilungen mehr vor sich gehen, weiter können beide neue Spitzen gleich stark wachsen, die Wurzel erscheint wie gegabelt. Schließlich kann auch die an der oberen Wundfläche des Einschnittes angelegte Wurzelspitze, wenn der Einschnitt ein ganz wenig über die Mitte des Pleroms geführt wurde, ihr Wachstum eingestellt haben, wogegen die an der Dekapitationswundfläche regenerierte Spitze kräftig weiter wächst.

Analoge Erfahrungen wurden an dekapitierten und hierauf durch schräg nach oben geführte Einschnitte (Fig. 1 *u*) verwundeten Wurzeln gemacht. Der Querschnitt, durch welchen die Wurzel dekapitiert wurde, wurde dicht hinter dem Transversalmeristem geführt, der Einschnitt setzte ein ganz wenig höher ein und wurde schräg nach oben, wenigstens bis zur Mitte des Pleroms, aber auch tiefer geführt. Die Wurzeln wurden nach zwei und drei Tagen fixiert.

Nach zwei Tagen ist in dem Seitenlappen schon eine deutliche provisorische Wurzelhaube angelegt (Fig. 98 und 99 *W*), jedoch ist von einem Transversalmeristem noch keine Spur festzustellen. Die Wundfläche des V-förmigen Seitenlappens ist stark konvex geworden, was von der reichen Teilung der derselben anliegenden Plerom- und der inneren Periblemzellen herrührt. Statolithenstärke ist noch nicht vorhanden, aber in einigen Zellen der provisorischen Wurzelhaube lassen sich diffus verbreitete kleine Stärkekörner beobachten, auch sind in einigen Zellen Plasmaansammlungen entwickelt. Auch an der Dekapitationswundfläche ist die Anlage einer provisorischen Haube zu beobachten, dieselbe ist jedoch viel kleiner als die im Seitenlappen vorhandene. Sie ist deutlich zur intakten

Fig. 98. Fig. 99. Fig. 100.
Längsschnitte durch dekapitierte und durch schräg von unten geführte Einschnitte verwundete Wurzeln, Fig. 98, 99 zwei, Fig. 100 drei Tage nach der Verwundung.

Seite der Wurzel verschoben (Fig. 98 und 99 W_1), diese Verschiebung ist desto stärker, je tiefer der Einschnitt ins Plerom eingedrungen ist.

Drei Tage nach der Verwundung trifft man je nach der Tiefe des Einschnittes verschiedene Verhältnisse, die übrigens nach dem, was bisher gesagt wurde, zu erwarten waren. Wurde der Einschnitt zu tief geführt, so wurden die Regenerationsvorgänge an der Dekapitationswundfläche früh eingestellt, es kam dennoch zuweilen zur Differenzierung eines Transversalmeristems an der der intakten Seite der Wurzel zugehörigen Hälfte der Dekapitationswundfläche. Dann wandelte sich der Seitenlappen in eine neue Wurzelspitze um, welche kräftig weiter wuchs. Sie wies dieselben Verhältnisse

auf, wie analog entstandene Wurzelspitzen an nicht dekapitierten Wurzeln.

Andererseits kann ein nicht genügend tief geführter Einschnitt zwar eine Regeneration auslösen, diese Spitze wächst jedoch im weiteren nicht, sondern jene, welche sich an der Dekapitationswundfläche entwickelt hat. Einen solchen Fall stellt Fig. 100 dar. Aus dem Seitenlappen hat sich eine kleine, mit einem Statocytenkomplex in ihrer Haube, sowie mit einem Transversalmeristem versehene Spitze gebildet, sie hat jedoch gleich nach der Anlage ihr Wachstum eingestellt. Hingegen hat sich der unter dem Einschnitte befindliche Teil stark verlängert (er ist etwa 2,5 mm lang), an der Dekapitationswundfläche hat sich eine neue Spitze mit einem Transversalmeristem und einem Statocytenkomplex in der Haube differenziert, die neue Spitze ist jedoch ein wenig zur intakten Seite der Wurzel verschoben. Ja es scheint, daß sich im Plerom eine neue Grenze (*P*) an der Seite, von welcher der Einschnitt geführt wurde, differenziert.

Fig. 101. — Dekapitierte und durch zwei in gleicher Höhe geführte Einschnitte verwundete Wurzel, 2 Tage nach der Verwundung.

An nicht dekapitierten Wurzeln lassen sich Regenerationsprozesse durch zwei in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten geführte Einschnitte, die etwa in ein Viertel des Pleroms eindringen, auslösen. Dasselbe ist bei dekapitierten Wurzeln, bei welchen die beiden Einschnitte ganz dicht oberhalb des Querschnittes geführt werden (Fig. 1 *t*), der Fall. Nach zwei Tagen ist an den oberen Wundflächen der beiden Einschnitte (Fig. 101 *W*) eine Callushypertrophie, die die provisorische Haube vorstellt, entwickelt, wogegen an der Dekapitationswundfläche nichts davon zu sehen ist. Das Plerom ist da ein wenig hervorgewölbt, doch deutet nichts auf beginnende Regenerationsvorgänge hin. Die unter den Einschnitten befindlichen Teile bestehen aus plasmaarmen Zellen, die keine Teilungsfiguren enthalten, im Plerom selbst sind spärliche Figuren vorhanden. In dem Callus, welcher das erste Stadium der Haubenbildung vorstellt, lagert sich schon Stärke ab, doch sind die Körner noch nicht beweglich und meist um die Kerne herum angehäuft.

Während der weiteren Entwicklung dieser Wurzeln kann man dieselben Fälle beobachten, wie sie an nicht dekapitierten und durch zwei analoge Einschnitte verwundeten Wurzeln beobachtet

wurden. In allen Fällen, wo die beiden Einschnitte genügend tief waren, um Regenerationsvorgänge auslösen zu können, blieb an der Dekapitationswundfläche jegliche Regeneration aus. Für gewöhnlich wird nur eine Spitze gebildet, da es schwierig ist, die beiden Einschnitte gleich tief und in absolut gleicher Höhe zu führen. In Fig. 102 ist der Zustand einer solchen Wurzel drei Tage nach der Verwundung dargestellt. Die neue Spitze hat sich an der oberen Wundfläche des tieferen und der Dekapitationswundfläche näher gelegenen Einschnittes entwickelt. Sie besitzt schon einen Statocytenkomplex und ein Transversalmeristem. Der Einschnitt reichte kaum bis zur Mitte des Pleroms, wäre er selbst gewesen, so wäre durch ihn sicher keine Regeneration veranlaßt gewesen. Die obere Wundfläche des zweiten Einschnittes ist einfach in die Länge verzogen. An der Dekapitationswundfläche selbst ist keine Regeneration vor sich gegangen, es ist hier nicht einmal eine Callushypertrophie entwickelt. Das Plerom ist ein wenig hervorgewölbt. Der ganze unter den Einschnitten befindliche Teil des Wurzelmeristems ist zur Seite gekrümmt, er enthält keine Teilungsfiguren mehr. An einem ähnlichen Entwicklungsstadium befanden sich die neuen Spitzen, wenn sie an beiden Einschnitten entstanden sind.

Fig. 102. — Dekapitierte und durch zwei in gleicher Höhe geführte Einschnitte verwundete Wurzel, 3 Tage nach der Verwundung.

Andere Wurzeln wurden durch zwei in der Höhe des Transversalmeristems an entgegengesetzten Seiten einsetzende und schräg nach oben geführte Einschnitte, die bis zur Mitte des Pleroms führten, dekapitiert (Fig. 1 *l*). Die beiden Wundflächen schlossen mit einander einen Winkel von 90—100 °. Auf diese Weise wurden an der Wurzel zwei V-förmige Seitenlappen gebildet, und tatsächlich verhalten sich dieselben wie ein analoger Seitenlappen an einer schräg von unten angeschnittenen Wurzel, denn sie geben zwei getrennten Wurzelspitzen Ursprung. Zwei Tage nach der Verwundung sind in den Seitenlappen deutliche provisorische Wurzelhauben angelegt (Fig. 103, 104 *W*), sie enthalten schon deutlich angelegte Statocyten, denn einige Zellen enthalten Stärkekörner, welche nach unten sinken; ja auch die Kerne verhalten sich in einigen Zellen wie spezifisch schwerere Körperchen. Doch ist die Statolithenstärke noch in ursprünglicher Menge vorhanden.

Wenn die beiden schräg geführten Einschnitte in der Mitte des Pleroms zusammentreffen, so sind die beiden Anlagen gleich mächtig entwickelt (Fig. 103). Ist dies nicht der Fall, so erscheinen sie schon zwei Tage nach der Verwundung recht ungleich groß, und dieser Unterschied steigert sich noch im weiteren Entwicklungsgange der Wurzel. Daß die Regenerationsfähigkeit des Seitenlappens von der Anwesenheit einer größeren Anzahl von Pleromelementen in demselben unabhängig ist, beweisen Versuche, wo ein Einschnitt bloß so tief geführt wurde, daß eben das Perikambium verwundet wurde, der andere wurde von entgegengesetzter Seite bis zum Ende des ersten Einschnittes geführt, wodurch die Spitze abgetrennt wurde und zwei ungleich große Seitenlappen entstanden sind. An medianen Längsschnitten ließ sich feststellen, daß bloß etwa zwei bis vier Pleromschichten und natürlich auch das Perikambium in den kleineren Seitenlappen eintreten. Dennoch bildet sich in demselben eine provisorische Wurzelhaube, die denselben Entwicklungsgrad aufweist wie der größere Seitenlappen (Fig. 104). Da wir nun gesehen haben, daß die Regeneration mit der Differenzierung einer provisorischen Wurzelhaube beginnt, so kann auch in diesem Falle nicht daran gezweifelt werden, daß in dem kleineren Seitenlappen, trotzdem er eine äußerst geringe Menge von Pleromelementen enthält, eine Regeneration ausgelöst wurde.

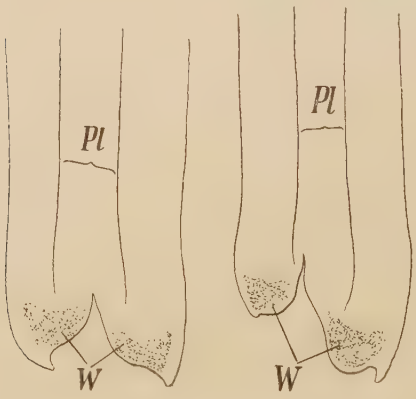


Fig. 103. Fig. 104.
Längsschnitte durch Wurzeln, welche durch zwei schräg nach oben geführte Schnitte dekapitiert wurden, 2 Tage nach der Verwundung.

Drei Tage nach der Verwundung sind schon beide Wurzelspitzen fertig, jede besitzt ihre Haube mit einem deutlichen Statocytenkomplex (in zahlreichen Zellen sind jedoch noch Plasmaansammlungen entwickelt), jede Spitze hat ihr eigenes Transversalmeristem. Wenn die beiden Einschnitte in der Mitte des Pleroms zusammentreffen, so sind beide Spitzen gleich stark entwickelt. Wo dies nicht der Fall war, ist eine Spitze klein, die zweite größer (Fig. 105). Diese ist vollkommen differenziert, die kleinere besitzt jedoch ein ziemlich undeutliches Transversalmeristem, der Statocytenkomplex in der Haube besitzt entweder eine geringe

Menge von winzigen, diffus verteilten Stärkekörnern oder keine mehr (doch sind in einigen Zellen Plasmaansammlungen entwickelt), die große Spitze enthält nur spärliche Teilungsfiguren. Offenbar wird der weitere Entwicklungsvorgang der kleineren Spitze schon jetzt eingestellt, die größere nimmt die führende Stellung ein. Doch muß bemerkt werden, daß sich niemals aus dem kleineren Seitenlappen eine Wurzelspitze bildet und nicht einmal zu bilden beginnt, wenn er keine Perikambialzellen enthält. Ja ich habe auch Fälle beobachtet, wo eine Regeneration in einem Seitenlappen ausgeblieben ist, welcher Perikambialzellen, jedoch keine Plerom-elemente enthielt. Natürlich konnte er nur eine sehr geringe Anzahl von Perikambialzellen enthalten, und diese befanden sich nahe an den Wundflächen, so daß es möglich wäre, daß sie durch die Verwundung beschädigt wurden und nicht bei dem Regenerationsvorgange mitwirken konnten. Wenn in solchen kleineren Seitenlappen eine Regeneration ausgelöst wird und wenn sie später eingestellt wird, wie wir das oben gesehen haben, so ist dies wohl auf den korrelativen Einfluß der aus dem größeren Seitenlappen entwickelten Wurzelspitze zurückzuführen. Denn wenn diese Spitze drei Tage nach der Verwundung durch einen schräg von oben geführten Schnitt abgeschnitten wird, wodurch eine Regeneration an dieser Stelle unmöglich gemacht wird, da durch den Schnitt der größte Teil des oberhalb der größeren Spitze befindlichen Meristems der Wurzel genommen wurde, so wird die kleinere Spitze zur weiteren Entwicklung angeregt.

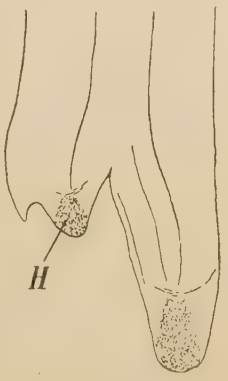


Fig. 105. — Längsschnitte durch eine Wurzel, welche durch zwei schräg nach oben geführte Schnitte dekapitiert wurde. 3 Tage nach der Verwundung.

In einigen Fällen ließ sich gut nachweisen, daß schon während der drei Tage, die seit der Verwundung verflossen sind, das neue Transversalmeristem zahlreiche Haubenzellen produziert hat. Denn häufig erscheint an der regenerierenden Wundfläche eine deutlich höckerförmig hervorragende Haube (Fig. 105 *H*), die nicht anders als durch die Tätigkeit eines gesetzmäßig arbeitenden Meristems entstehen konnte. Besonders auffallend trat diese Erscheinung dann auf, wenn der Einschnitt in der Zone der partiellen Regeneration geführt wurde. Dann bleibt das Transversalmeristem auf einen kleinen Teil des Pleroms beschränkt und die neue

Wurzelhaube wird nicht in der ganzen Ausdehnung der Wundfläche gebildet.

An Wurzeln, welche durch zwei schräg nach oben geführte Einschnitte dekapitiert wurden, konnte ich noch beobachten, daß es für die Weiterentwicklung einer von den beiden Wurzelspitzen entscheidend ist, ob sie aus einem jüngeren oder älteren meristematischen Gewebe entstanden ist. Wenn die beiden Einschnitte gleich tief, also bis zur Mitte des Pleroms geführt werden, wobei einer stärker zur Längsachse geneigt ist als der andere, so entstehen zwei Lappen, von denen der eine teilweise aus jüngeren Elementen besteht als der andere. Dann wächst der längere und jüngere Elemente enthaltende Lappen viel stärker, der andere bildet sich zwar ebenfalls zu einer vollständigen Spitze um, aber er stellt früh sein Wachstum ein. Daß die Unterschiede schon drei Tage nach der Verwundung auffallend sind, beweist der in Fig. 105 dargestellte Fall.

Bevor wir zu den weiteren Versuchen übergehen, müssen wir ganz kurz die Vorgänge präzisieren, welche an einer längsgespaltenen Wurzelspitze vor sich gehen. Dieselben wurden von Lopriore und Simon untersucht, daher ich mich ganz kurz werde fassen können. Ich will nur bemerken, daß in meinen Versuchen (die an Keimwurzeln von *Vicia* ausgeführt wurden) der mediane Einschnitt meist bloß etwa 1 mm hinter das Transversalmeristem geführt wurde (Fig. 1 *n*). Es wurden da immer zwei neue Wurzelspitzen gebildet, niemals sind die zwei Hälften nachträglich verwachsen. Die Wurzeln wurden zwei und drei Tage nach der Spaltung fixiert und untersucht. Die Längshälften waren verschieden lang (4—11 mm).

Einige Längshälften wurden quer geschnitten. Die Regeneration ist nach drei Tagen fertig, insbesondere findet man zu dieser Zeit kaum noch radiale Teilungen, die mit der Regeneration in Verbindung ständen. Fast vollkommen ist die Regeneration im Bereiche des Vegetationspunktes (hier also des Transversalmeristems). Im weiteren meristematischen Teile ist der Querschnitt durch eine solche Wurzel nicht mehr kreisförmig, sondern an der neuen Hälfte abgeflacht (Fig. 106). Doch ist hier das Plerom geschlossen und ringsherum mit einem Perikambium sowie mit einer Endodermis versehen. Noch weiter erscheint das Perikambium nicht mehr geschlossen, die Regeneration noch unvollkommener (Fig. 108). Wie gesagt, wurde der Schnitt 1 mm hinter den Vegetationspunkt

geführt, und doch besitzt diese Zone in ihren älteren Teilen nicht die Fähigkeit, sich vollkommen zu regenerieren. Das erklärt sich daher (worauf schon Simon hingewiesen hat), daß die Regeneration erst nach Ablauf einer bestimmten Zeit beginnt, während welcher sich die verwundete Zone bedeutend verlängert hat, so daß die ursprünglich 1 mm von dem Transversalmeristem entfernten Partien in ein Stadium kommen, wo sie nicht mehr vollkommen regenerieren können.

Die Regeneration geht hauptsächlich so vor sich, daß unter den direkt mit der Wundfläche benachbarten intakten und callusartig gewordenen Zellen eine Zone von reichlich radial sich teilenden Zellen entsteht, durch deren Teilung und radial gerichtetes Wachstum die Wundfläche allmählich wieder konvex wird. Diese

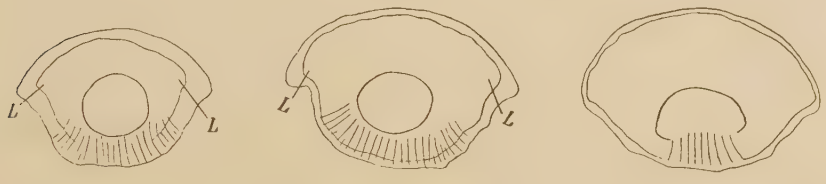


Fig. 106. Fig. 107. Fig. 108.
Querschnitte (aus verschiedenen Höhen) durch eine regenerierende Spalthälfte der Wurzel von *Vicia faba*.

Teilungen gehen am reichlichsten in den Pleromelementen und den an das Plerom angrenzenden Zellschichten vor sich, wogegen die Epidermis und die direkt unter derselben gelegenen Zellen meist nicht an der Regeneration teilnehmen. Das ist ganz gut am Querschnitt zu sehen, wo die regenerierte Hälfte immer in der Richtung der Wundfläche einen geringeren Durchmesser hat als die ursprüngliche (Fig. 106—108). Daß hauptsächlich Pleromelemente sowie Zellen der benachbarten Schichten an der Bildung der neuen Hälfte der Wurzelspitze beteiligt sind, geht auch aus dem Verlaufe der Zellreihen in derselben hervor. Derselbe wurde in die Figuren 106—108 eingezeichnet. Das Plerom wird bloß in der Nähe des Transversalmeristems geschlossen, d. h. auch in der regenerierten Hälfte wird ein neues Perikambium und eine Endodermis gebildet. Hingegen bleibt es in einer größeren Entfernung vom Vegetationspunkt offen (Fig. 108), wie das schon aus den Arbeiten von Lopriore und Simon bekannt ist. Das ist recht merkwürdig, da dies schon in Partieen geschieht, in welchen noch drei Tage nach der Verwundung zahlreiche Querteilungen

vorhanden sind (die Figur steht also parallel zur Längsachse der Wurzel). Viel häufiger sind noch die Teilungen in den jüngeren Zonen, doch trifft man nur dicht hinter dem Transversalmeristem radial (antiklinal) gestellte Teilungsfiguren. Das ist auffallend, da doch, wie aus den Figuren 107—108 hervorgeht, die Regeneration eigentlich noch nicht vollendet ist. Und weiter auch darum, weil man später, z. B. fünf oder sechs Tage nach der Längsspaltung der Wurzel sieht, daß die Wurzelspitzen einen kreisrunden Querschnitt geben. Ich habe näher verfolgt, wie das möglich ist und bin zum Resultate gekommen, daß während der weiteren Entwicklung der Wurzelspitzen jene Längsreihen von Zellen, welche zwei längsverlaufende Leisten an den Wurzeln bilden (Fig. 106 *L*), gewissermaßen ausfallen, d. h. an diesen Stellen unterbleiben dicht hinter dem Transversalmeristem ein paar antiklinale Teilungen und die Wurzel wird kreisrund. Oder aber es wird ein radiäres Transversalmeristem gebildet und erst die durch seine Tätigkeit entstandenen neuen Zonen erscheinen radiär.

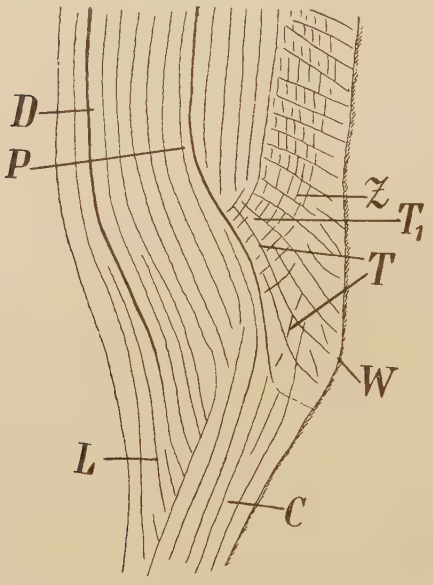


Fig. 109. — Längsschnitt durch eine regenerierende Spalthälfte der Wurzel von *Vicia faba*, 2 Tage nach der Verwundung.

Lehrreich ist auch die Untersuchung von Längsschnitten durch gespaltene Wurzeln. Es zeigt sich da, daß anfangs behufs Ergänzung der fehlenden Hälfte die Initialengruppe ihren normalen Teilungsmodus aufgibt und so eigentlich verloren geht. Sie nimmt nämlich, ebenso wie die übrigen, der Wundfläche benachbarten Zellschichten, an den reichlichen tangentialen Zellteilungen Anteil, wodurch ungefähr senkrecht zur Wundfläche verlaufende Zellreihen entstehen (Fig. 109 *Z*), so daß man zwei Tage nach der Längsspaltung der Wurzelspitze kaum sagen kann, welche Zellen der ursprünglichen Initialengruppe angehören, besonders weil die der Wundfläche anliegenden Zellschichten eben im Bereiche des Transversalmeristems stärker in die Länge wachsen, als die Zellen der entgegengesetzten Seite. Dadurch

werden die aus dem Transversalmeristem entstandenen Zellreihen schräg verzogen.

Schon jetzt ist zu beobachten, daß die neuen Scheidewände an der Grenze zwischen der Wurzelhaube und dem Wurzelmeristem nach einwärts gekrümmte bogenförmige Zellschichten bilden, wodurch das Wurzelmeristem gegen die Haube geschlossen wird. In der Gegend, wo sich diese Zellschichten dem ursprünglichen Perikambium nähern, wird dann ein neues Transversalmeristem gebildet (Fig. 109 T_1).

Drei Tage nach der Verwundung erscheinen die Wurzelhälften als regeneriert, d. h. sie besitzen wieder einen normalen Vegetationspunkt, in unserem Falle also ein neues Transversalmeristem. Soweit ich die Sache verfolgen konnte, wird es auf folgende Weise differenziert. Im Perikambium erscheinen Bogenteilungen, wie sie Simon für *Zea Mais* angibt; es sind also schräg orientierte Zellwände, welche ungefähr mit denen symmetrisch orientiert sind, die an der entgegengesetzten Seite den bogenförmigen Verlauf der Zellschichten verursachen (Fig. 109 T_1). Ähnliche Teilungen verbreiten sich einerseits in das Periblem der intakten Seite, andererseits setzen sie an entsprechend gerichtete Scheidewände in der ergänzten Hälfte. Im Zentrum dieser Zone erscheinen dann Querteilungen, durch welche eine neue Columella in der Haube gebildet wird. Die Reste der ursprünglichen Haube, in welcher keine Teilungen durch die Spaltung hervorgerufen werden (ausgenommen die jüngsten, durch das Transversalmeristem eben vor der Verwundung gebildeten Zellen), werden allmählich abgestoßen. Unterdessen hat sich auch an der verwundeten Seite eine neue Abgrenzung des Pleroms differenziert (Fig. 110 *P*), sie reicht jedoch nicht weit von der neuen Spitze, höchstens 3—4 mm, zuweilen noch weniger. Auch eine neue Epidermis hat sich an dieser Seite unter 2—3 callusartigen Zellschichten differenziert (Fig. 110 *D*), ihre äußere Kontur wird fast ausschließlich durch Längswände gebildet.

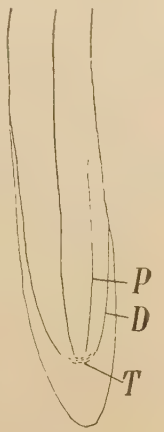


Fig. 110. — Längsschnitt durch eine Spalthälfte der Wurzel, drei Tage nach der Verwundung.

Was bei der Regeneration von längsgespaltenen Wurzeln besonders hervorgehoben werden muß, das ist der Umstand, daß auch bei ihnen eigentlich eine ganz neue Initialengruppe (Transversalmeristem) gebildet werden muß. Die ursprüngliche Initialen-

gruppe wird bei der Halbierung der Spitze ebenfalls halbiert, durch die Verwundung werden die Initialenzellen zu Teilungen in ganz abnormer Richtung angeregt, wobei ihre ursprüngliche Anordnung völlig verloren geht. Und um diese handelt es sich doch neben der Teilungsfähigkeit auch. Es muß daher eine ganz neue Differenzierung der Initialen stattfinden, und dies geschieht im Grunde auf dieselbe Weise, wie in einer dekapitierten Wurzel.

Diese Auffassung wird durch Versuche bekräftigt, in welchen dekapitierte Wurzeln durch einen ganz kurzen, 0,25—0,3 mm langen Längseinschnitt gespalten wurden (Fig. 1 *o*). Ich habe in diesem Falle niemals ein Verwachsen der beiden Hälften beobachtet, im Gegenteil werden zwei neue, selbständige Wurzelspitzen gebildet (Fig. 111). Dieselben befinden sich drei Tage nach der Verwundung an derselben Entwicklungsstufe, wie die Spitzen der einfach halbierten Wurzeln. Sie besitzen eine vollkommene Haube mit einer deutlichen Columella, welche hier eher früher erscheint als bei einfach gespaltenen Wurzeln. Weiter besitzen sie ein vollkommenes Transversalmeristem (*T*), an den intakten Seiten ist auch eine deutliche Epidermis differenziert, wogegen sie an den verwundeten Flanken noch nicht deutlich auftritt. Dagegen hat sich hier die Rinde gegen das Plerom abgegrenzt (P_1). Wie auch bei einfach halbierten Wurzeln erscheint auch hier die Rinde an der verwundeten Seite der beiden neuen Wurzelspitzen nicht vollkommen ergänzt. Sonst kann man die beiden Wurzelspitzen für fertig erklären, denn die Hauptsache, die Initialengruppe, ist fertig differenziert und durch ihre von jetzt an normale Tätigkeit werden auch normal strukturierte und radiär gebaute neue Teile des Wurzelkörpers gebildet.

Fig. 111. — Längsschnitt durch eine dekapitierte und gespaltene Wurzel, 2 Tage nach der Verwundung.

Trotzdem also die Regeneration an dekapitierten und gespaltenen Wurzeln in doppelter Richtung vor sich gehen muß, nimmt sie doch nicht mehr Zeit in Anspruch, als eine Regeneration nach einfacher Dekapitation oder Längsspaltung. Ich meine, daß sich dies so erklären läßt, daß es sich in beiden Fällen in erster Reihe um denselben Vorgang, nämlich um die Differenzierung eines neuen Vegetationspunktes handelt. Die Ergänzung der fehlenden Hälfte wird durch die Tätigkeit der direkt verwundeten Gewebe nie

vollkommen zu stande gebracht, sie erscheint auch drei Tage nach der Verwundung recht unvollkommen. Sobald jedoch ein vollkommen ausgebildeter Vegetationspunkt mit seiner Tätigkeit einsetzt, werden zu den alten Teilen des Wurzelkörpers neue, vollkommene und radiäre Teile zugefügt.

Bei Wurzeln, welche durch einen Querschnitt dekapitiert wurden, nimmt die Wundfläche in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig an der Regeneration teil. Dasselbe ist auch der Fall, wenn eine dekapitierte Wurzel längsgespalten wird. Dagegen geht bei Wurzeln, welche durch einen schrägen Schnitt dekapitiert wurden, die Regeneration bloß an dem unteren Teile der Wundfläche vor sich, an dem oberen wird sie verhindert. Was würde nun geschehen, wenn man eine schräg dekapitierte Wurzel noch median spalten würde? Wenn der Längsschnitt in der Richtung des größten Durchmessers der Wundfläche geführt wird, so daß dieselbe in zwei symmetrische Hälften geteilt wird, so werden zwei neue Spitzen gebildet; an jeder Hälfte der Wundfläche beteiligt sich nur ihr unterer Teil (d. h. die äußerste Spitze der Wurzelhälfte) an der Regeneration, der obere Teil der Wundfläche bleibt auch hier von der Regeneration ausgeschlossen. Ganz anders verhält sich die Sache, wenn die Spaltung in der Richtung der kürzeren Achse der ungefähr elliptischen Wundfläche geschieht. Da wird die Wundfläche in einen oberen, weniger regenerationsfähigen und einen unteren, aus jüngeren, regenerationsfähigeren Zellen bestehenden Teil geteilt. Es ist bemerkenswert, daß dann beide Teile regenerieren können, und zwar beide so, daß nur ihre untersten Partieen an dem Vorgang beteiligt sind. Wenn man in den weiteren Vorgang nicht operativ eingreift, so wird nur an der unteren Hälfte der Wundfläche eine normale neue Spitze gebildet. Allerdings nicht sofort, auch diese erscheint anfangs von einer Seite ein wenig zusammengedrückt, da die Seitenregeneration recht unvollständig ist, aber etwa fünf Tage nach der Verwundung erscheint diese neue Wurzelspitze schon von einem kreisförmigen Querschnitt. Diese wächst dann auch kräftig weiter, wobei sie allerdings anfangs traumatrope Krümmungen aufweist (Fig. 112). Die an der oberen Wurzelhälfte entstehende Neubildung weist eine ganz abnorme Form auf: Es entsteht da nämlich ein lamellenartiges Gebilde, welches an seinem Ende nicht selten eine Ein-

Fig. 112. — Schräg dekapitierte und längsgespaltene Wurzeln von *Vicia faba*, 60 Stunden nach der Verwundung.

kerbung zeigt und eine längere Zeit wachsen kann, wobei es allerdings ebenfalls traumatrope Krümmungen ausführt. Aber vier bis fünf Tage nach der Verwundung stellt es sein Längenwachstum ein.

Obzwar in dem lamellenartigen, an der oberen Hälfte der Wundfläche entstandenen Gebilde schon drei Tage nach der Verwundung Stärke in der provisorischen Haube abgelagert werden kann, zeigt es doch keine geotropische Orientierung (Fig. 112). Wird jedoch zwei oder drei Tage nach der Verwundung das an der unteren Hälfte der Wurzel entstehende oder schon ausgebildete Regenerat abgeschnitten, so erscheint das lamellenartige Gebilde geotropisch; es reagiert gut, sowohl wenn man es horizontal legt, als auch wenn man es nach oben invers aufrichtet. In den Figuren 112 *a—c* sind einige Beispiele von derartig verwundeten Wurzeln dargestellt.

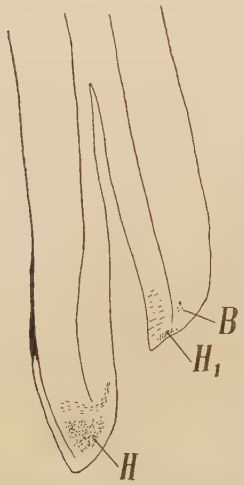


Fig. 113. — Längsschnitt durch eine schräg dekapitierte und gespaltene Wurzel, 52 Stunden nach der Verwundung.

Ich will nun in aller Kürze die inneren Vorgänge, die sich an schräg dekapitierten und längsgespaltenen Wurzeln abspielen, beschreiben. Zunächst wurde der Längsschnitt so geführt, daß das Plerom wirklich halbiert wurde. Beide Wurzelhälften enthielten daher die gleiche Menge von Pleromreihen. 52 Stunden nach der Verwundung erscheint in der Spitze der längeren Wurzelhälfte ein deutlicher Statocytenkomplex mit Statolithenstärke, beweglichen Kernen und Plasmaansammlungen. Derselbe besteht hauptsächlich aus Periblemzellen, doch enthalten auch einige Pleromzellen Statolithenstärke. Die meisten Pleromzellen sind jedoch zu Reihen angeordnet, welche senkrecht auf die Wundfläche des Längseinschnittes verlaufen. Die Anordnung der Querwände an der Grenze zwischen der provisorischen Haube und dem Wurzelmeristem ist in Fig. 113 angegeben, man sieht, daß dieselben im Plerom bogenförmig angeordnet sind, dagegen im Periblem selbst meist noch quer verlaufen. Aber hier findet man soeben ziemlich viele Bogenteilungen (Fig. 114), die jedoch meist nur in den inneren Periblemschichten vorkommen. Sie würden sicher zu einer ebensolchen Abgrenzung des Meristems gegen die Haube führen, wie es im Plerom die schräg orientierten Zellwände schon tun. Eine neue Epidermis sowie eine Abgrenzung des Pleroms an

der verwundeten Seite ist noch nicht zu bemerken. Diese Wurzelhälfte befindet sich somit eben im Stadium, wo das Transversalmeristem differenziert wird.

In der kürzeren Wurzelhälfte gibt es noch keine deutliche provisorische Haube. Nur ein paar Zellen, die der Wundfläche benachbart sind, sind hypertrophiert und an ihren Kernen (die nicht durch die Wirkung der Schwerkraft beweglich sind) liegen ziemlich kleine, nicht bewegliche Stärkekörner. Die Pleromzellen sind zu Reihen angeordnet, welche senkrecht auf die Wundfläche des Längseinschnittes verlaufen, was mit der Seitenregeneration zusammenhängt. Von Bogenteilungen ist noch nichts zu sehen. Dieselben sind aber in den inneren Periblemschichten anzutreffen (Fig. 113 *B*). Man sieht, daß diese Wurzelhälfte viel schwächer in ihrer Regeneration fortgeschritten ist als die andere, welche binnen der weiteren etwa zehn Stunden eine vollständige neue Spitze herausbildet. Dagegen stellt die andere Hälfte den Regenerationsvorgang früh ein.

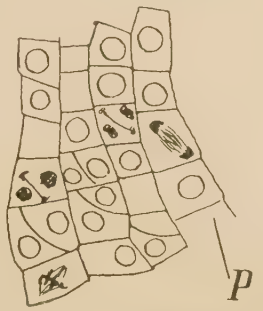


Fig. 114. — Bogenteilungen in der Rinde der Hälfte einer Wurzel, wie sie in Fig. 113 dargestellt ist, 52 Stunden nach der Verwundung. *P* = Perikambium.

Fig. 115. — Längsschnitt durch eine schräg dekapitierte und gespaltene Wurzel, 72 Stunden nach der Verwundung.

Andere Wurzeln wurden so gespalten, daß ein Teil der Wurzel, und zwar immer der längere, viel weniger Pleromreihen bekam als der obere, kürzere. Die Regeneration schritt dann in der längeren Wurzelhälfte viel langsamer vorwärts als da, wo der Längsschnitt median geführt wurde. In der längeren Hälfte ist die provisorische Haube kaum noch angedeutet. Die Spitze (Fig. 115 *H*) besteht zwar aus Zellen, welche ein wenig hypertrophiert sind, aber ihre Kerne sind noch nicht leicht beweglich, außerdem enthalten diese Zellen nur unbewegliche kleine Stärkekörner. Es gehen auch keine Bogenteilungen vor sich, dagegen finden sich im Plerom noch zahlreiche radial gerichtete Teilungsfiguren, welche mit der Seitenregeneration zusammenhängen. Von der ursprünglichen Anordnung der Zellen ist da nichts mehr erhalten.

Die kürzere Hälfte weist eine starke Seitenregeneration auf, von einer provisorischen Haube ist noch weniger zu sehen als in der längeren Hälfte. In Fig. 115 ist schematisch der Verlauf der Zellreihen in der kürzeren Wurzelhälfte dargestellt, es ist deutlich zu sehen, daß der Endteil dieser Spitze durch Zellreihen gebildet wird, welche eigentlich nur mit der Seitenregeneration zusammenhängen. In denselben gehen noch zahlreiche Teilungen vor sich, nur etwa zwei an die Wundfläche angrenzende Zellschichten sind callös hypertrophiert.

Die relativ langsam vor sich gehende Neubildung der Wurzelspitze in der längeren Hälfte der soeben beschriebenen Wurzel hängt sicher mit dem Umstande zusammen, daß diese Wurzelhälfte wenig Pleromreihen enthält. Sie besitzt wohl reichliche Perikambialzellen, aber man sieht, daß die Intensität des Regenerationsvorganges auch von der Menge der vorhandenen Pleromelemente abhängig ist. Das Plerom könnte hier aber in zwei Beziehungen wichtig sein. Erstens könnte es dadurch, daß es ein Leitungsgewebe enthält, wirken, so daß der Wurzelteil, in welchen wenig Pleromreihen eintreten, auch wenig ernährt wird, wodurch die Regeneration verzögert wird. Zweitens könnte dasselbe korrelativ oder tonisch auf den Vorgang einwirken, so etwa wie das Perikambium. Wir werden diese zwei Möglichkeiten noch weiter unten diskutieren.

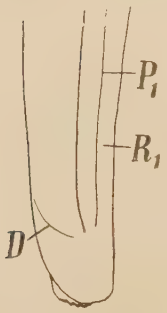


Fig. 116. — Längsschnitt durch eine schräg dekapitierte und gespaltene Wurzel, 72 Stunden nach der Verwundung.

Drei Tage nach der Verwundung erscheinen die längeren Wurzelhälften parallel zu der Ebene, in welcher der Längseinschnitt geführt wurde, viel breiter als in der zu dieser senkrechten Richtung. Die Seitenregeneration ist nämlich bedeutend unvollständig geblieben und zwar noch unvollständiger, als wenn eine quer dekapitierte Wurzel gespalten wird.

An der Spaltfläche ist die neue Rinde sehr schwach ausgebildet (Fig. 116 R_1), und daß sie auch im weiteren nicht ergänzt wird, beweist der Umstand, daß an dieser Seite keine Längsteilungen vor sich gehen, alle Figuren sind hier parallel zur Längsachse der Wurzel orientiert. Außerdem ist an dieser Seite eine neue Grenze des Pleroms gegen die neue Rinde differenziert (P_1), was immer darauf hindeutet, daß der Regenerationsvorgang beendigt ist. Die Epidermis ist nur an der intakten Seite differenziert (Fig. 116 D), die Initialengruppe ist schon ausgebildet.

Es wurde schon betont, daß solche Wurzelhälften allmählich dennoch eine normale Spitze zu bilden vermögen. Das geschieht so, daß in der Richtung des größeren Durchmessers allmählich im Transversalmeristem selbst oder dicht hinter demselben einige Längsteilungen ausbleiben, wodurch hier die Zahl der Zellreihen vermindert wird. An Querschnitten durch solche Wurzelhälften bekommt man dann schon 84 Stunden nach der Verwundung an der Spitze ungefähr kreisförmige Bilder (Fig. 117), weiter rückwärts erscheinen zwei gegenüberliegende flügelförmige Erweiterungen an der Wurzel (Fig. 118 *F*), die aus plasmaarmen, hypertrophierten Zellen bestehen. Offenbar sind Längsteilungen, welche Zellreihen Ursprung gegeben hätten, durch welche diese flügelförmigen Erweiterungen erhalten blieben, ausgefallen.

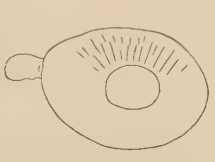


Fig. 117.

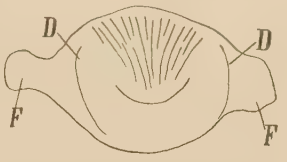


Fig. 118.

Querschnitte durch die untere Hälfte einer schräg dekapitierten und regenerierenden Wurzel von *Vicia faba*, 3 Tage nach der Verwundung.

Die Erweiterungen selbst werden callusartig, und unter ihnen entsteht eine neue Epidermis (*D*).

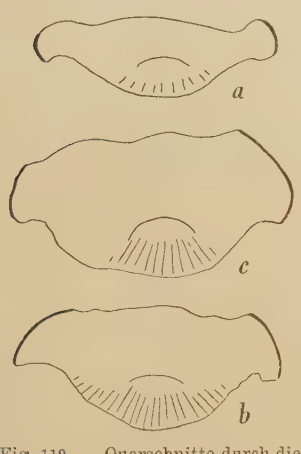


Fig. 119. — Querschnitte durch die obere Hälfte einer schräg dekapitierten und regenerierenden Wurzel, 3 Tage nach der Verwundung.

Ganz merkwürdig verhalten sich die kürzeren Wurzelhälften. Sie wachsen langsamer als die längeren Hälften und stellen etwa vier Tage nach der Verwundung ihr Wachstum meist völlig ein. Sie bleiben auch an ihrer Spitze lamellenartig. An Längsschnitten, welche parallel zu ihrer breiten Fläche geführt werden, bemerkt man, daß sie noch drei Tage nach der Verwundung keine ordentliche Wurzelhaube besitzen. Die zentralen Zellreihen wachsen schneller als die peripheren, daher das Ende der kürzeren Wurzelhälfte abgerundet erscheint, wenn jedoch die axialen Plerom-reihen im Wachstum hinter denen, welche dem Perikambium anliegen, zurückbleiben, so erscheint das Ende schwach eingekerbt (Fig. 120). Nur ganz wenige Zellen erscheinen in dieser Partie hypertrophisch und enthalten Stärkekörner, die jedoch unbeweglich sind. Auch die Kerne sind nicht beweglich. Dies ist wohl die erste Anlage

einer Wurzelhaube. Dieselbe ist vom Wurzelmeristem nicht abgegrenzt, auch gibt es in dieser Wurzelhälfte keine Bogenteilungen. An Querschnitten durch solche lamellenartigen Wurzelhälften ist zu sehen, daß ihre eigentümliche Form dadurch zu Stande gekommen ist, daß die Seitenregeneration recht unvollkommen geblieben ist, wie aus den Figuren 119*a*—*c* erhellt und weiter, weil die peripheren Zellreihen der Rinde an der intakten Seite sehr schwach wachsen. Am intensivsten wachsen nämlich jene Zellreihen, welche der Wundfläche am nächsten gelegen sind (welche daher auch am Anfang die längsten sind), mit der Entfernung von derselben nimmt das Längenwachstum der Zellreihen allmählich ab.

Fig. 120. — Frontaler Längsschnitt durch eine ähnliche Wurzelhälfte wie in Fig. 119.

Eine weitere Differenzierung erfahren die kürzeren Wurzelhälften nicht. Das gilt jedoch bloß für den Fall, wo die Wurzel auch die zweite, längere Hälfte besitzt, welche unterdessen eine neue Spitze entwickelt hat, die nach einer bestimmten Zeit eine normale Form und Struktur erreicht. Wird jedoch diese Spitze abgeschnitten, so beginnt die kürzere, lamellenartige Wurzelhälfte zu wachsen, es entwickelt sich in ihrer Spitze ein Statocytenkomplex, auch ein Transversalmeristem, das allerdings recht unvollkommen ist, wird angelegt. Aber es beginnen sich meist unterdessen Seitenwurzeln zu entwickeln, und die lamellenartige Wurzelhälfte stellt allmählich wieder ihr Wachstum ein. In sehr seltenen Fällen gab sie einer dünnen, weiter wachsenden Wurzel Ursprung.

Diese Erfahrungen sind darum wichtig, weil aus ihnen hervorgeht, daß durch die Art der Verwundung das Wurzelmeristem in einen solchen Zustand gebracht wird, wo die Regeneration abnorm verläuft und zu einem abnormen, meist nur beschränkt wachstumsfähigen Produkte führt.

An gespaltenen Wurzeln läßt sich neben der Seitenregeneration noch die Bildung von neuen Wurzelspitzen auslösen, wenn man nämlich die Spalthälften noch durch seitliche Einschnitte verwundet. Außerdem läßt sich eine noch kompliziertere simultane Regeneration so auslösen, daß man die Wurzel dekapitiert, hierauf median spaltet und die Spalthälften dicht oberhalb der Dekapitationswundfläche quer oder schräg anschneidet. Alle diese Versuche können weitere Aufschlüsse über die Frage geben, ob

mehrere Regenerationen gleichzeitig an einer Wurzel ungehindert vor sich gehen können und weiter, durch welche Faktoren die Regeneration ausgelöst wird. Ich will hier nur einige von diesen Versuchen eingehender besprechen.

Zunächst wurde die Wurzel gespalten und hierauf die beiden Hälften durch einen etwas über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt angeschnitten. Durch diesen Einschnitt wurde in beiden Hälften die Bildung einer neuen Wurzelspitze angeregt. Zu diesem Vorgang gesellt sich eine Ergänzung der Wurzelhälfte in der Querrichtung. Es resultieren dann zwei neue Wurzelspitzen, die Hälften der ursprünglichen Spitze sind zur Seite gekrümmt, sie können jedoch ebenfalls weiter wachsen. Das meiste, was über die Bildung der neuen Spitze für einfach angeschnittene Wurzeln gilt, hat auch für den Regenerationsvorgang an angeschnittenen Wurzelhälften Geltung. Bloß die Differenzierung des Transversalmeristems scheint hier langsamer vor sich zu gehen. Nach drei Tagen ist dasselbe bei einfach angeschnittenen Wurzeln deutlich angelegt, bei den längsgespaltenen und hierauf angeschnittenen ist es jedoch noch nicht angelegt, wie das bei der in Fig. 121 dargestellten Wurzel der Fall ist, wo eine auffallende provisorische Haube mit einem mächtigen Statocytenkomplex vorhanden ist, dieselbe ist jedoch im Bereiche des Pleroms gar nicht vom Wurzelkörper abgegrenzt, im Periblem ist die Grenze ebenfalls nur schwach angedeutet, da die Haubenzellen plasmaarm, diejenigen des Wurzelkörpers plasmareicher sind. Auch bei der in Fig. 122 dargestellten Wurzel ist das Transversalmeristem (*T*) im Bereiche des Pleroms nur ganz schwach angedeutet und eben auf das Plerom beschränkt. An der verwundeten Seite grenzt sich hier das Plerom durch ein neues Perikambium von der neuen Rinde ab. Diese ist schwach entwickelt, deutlich schwächer als bei Wurzeln, die einfach gespalten wurden. In Fig. 123 ist ein Fall dargestellt, wo die Hälfte der alten Spitze mit dem Wurzelkörper stark zusammenhängt, zahlreiche Teilungsfiguren enthält

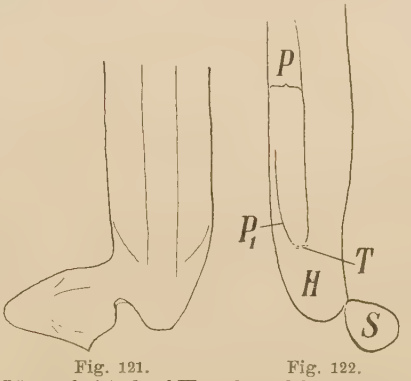


Fig. 121. Fig. 122.
Längsschnitte durch Wurzeln, welche gespalten und durch quer von der Kante aus geführte Einschnitte verwundet wurden, 3 Tage nach der Verwundung.

und sich seit der Verwundung sicher merklich verlängert hat. Dennoch wird auch eine neue Wurzelspitze an der oberen Wundfläche des Quereinschnittes angelegt.

Ich kann nicht sicher sagen, welcher Umstand es bedingt, daß die Differenzierung des Transversalmeristems an halbierten und angeschnittenen Wurzeln verzögert wird. Daß es nicht die Kombination der Ergänzung der fehlenden Hälfte mit der Nötigkeit eine neue Spitze zu bilden ist, kann aus der Erscheinung geschlossen werden, daß dekapitierte und gespaltene Wurzeln keine solche Verzögerung aufweisen. Doch wäre es möglich anzunehmen, daß durch das Anschneiden der Wurzelhälfte ein etwas schwächerer Reiz ausgelöst wird als bei vollständiger Dekapitation der Wurzelhälfte, und daher der Regenerationsvorgang langsamer fortschreite. Auch das scheint mir nicht wahrscheinlich zu sein, da wir aus den oben beschriebenen Versuchen den Schluß ziehen können, daß, sobald überhaupt eine direkte Regeneration ausgelöst wird, dieselbe überall (bei *Vicia faba*) mit gleicher Intensität vor sich geht. Schließlich muß noch die Möglichkeit angeführt werden, daß die beschränkten Raumverhältnisse sowie Mangel an Zellmaterial die Verzögerung herbeigeführt haben. Denn bei gespaltenen und hierauf angeschnittenen Wurzeln kann nur ein wenig mehr als das Viertel der den Wurzelkörper ausbildenden Zellreihen am Regenerationsvorgang teil nehmen. Wir werden sehen, daß noch kleinere Teile des Wurzelkörpers in drei Tagen ein neues Transversalmeristem differenzieren können, so daß es — wohl jedoch bis zu einer bestimmten Grenze — auf die Zahl der an der Regeneration teilnehmenden Zellreihen bei der Intensität des Vorganges kaum ankommt. Dagegen möchte ich für diesen Fall einen verzögernden Einfluß der alten Spitze zuschreiben, denn es ließ sich feststellen, daß, wenn diese mit dem Wurzelkörper ganz schwach, nur durch ein paar periphere Zellschichten der intakten Seite zusammenhing, die Regeneration drei Tage nach der Verwundung vollkommen durchgeführt war, wie das an der in Figur 124 dargestellten Wurzel zu sehen war. An dieser Wurzel ist auch sehr gut zu sehen, daß

Fig. 123. — Längsschnitt durch eine Wurzel, welche gespalten und durch quer von der Kante aus geführte Einschnitte verwundet wurde, 3 Tage nach der Verwundung.

die nur einigermaßen vollkommene Ergänzung der fehlenden Hälfte auf den jüngsten Teil der Wurzelspitze beschränkt bleibt.

Wir können aus den bisherigen Versuchen schließen, daß die Bildung einer neuen Spitze ausgelöst wird, wenn ungefähr in derselben Höhe mehr als die Hälfte der peripheren Elemente des Pleroms (höchstwahrscheinlich des Perikambiums) durchschnitten wird. Eine kleinere Unterbrechung des Zusammenhanges zwischen dem Vegetationspunkt und dem Wurzelkörper löst keine Regeneration aus. Doch gilt dies bloß für die intakte, ganze Wurzel. Wird dieselbe halbiert, so genügt es, in einer Längshälfte wieder etwas mehr als die Hälfte des in dieser Wurzelhälfte vorhandenen Perikambiums durchzuschneiden, um eine Regeneration auszulösen. Und doch wird durch einen solchen Einschnitt weniger als die Hälfte des Pleroms der ganzen Wurzel durchschnitten. Offenbar verhält sich hier jede Wurzelhälfte ähnlich wie eine ganze, ungespaltene Wurzel. Bei dem Durchschneiden des Perikambiums handelt es sich daher nicht um die absolute Größe der dadurch verursachten Unterbrechung der Beziehungen des Vegetationspunktes zum Wurzelkörper, sondern bloß um eine relative Größe dieser Unterbrechung.

Fig. 124. — Längsschnitt durch eine Wurzel, welche gespalten und durch quer von der Kante aus geführte Einschnitte verwundet wurde, 3 Tage nach der Verwundung.

Es ist möglich, daß die Wurzelhälfte nicht sofort bei der Spaltung die Fähigkeit erreicht, sich ebenso einheitlich in Bezug auf die erwähnten Regenerationserscheinungen zu verhalten, wie eine ganze, nicht gespaltene Wurzel; anders gesagt, daß der Einschnitt in der Wurzelhälfte zunächst ebenso wirkt, wie ein Einschnitt von derselben Größe in einer nicht gespaltenen Wurzel, d. h. daß er bloß Vorgänge, die zu einer Wundheilung führen, veranlaßt. Erst wenn in der Wurzelhälfte Umstände geschaffen werden, daß sie sich wie eine ganze, nicht gespaltene Wurzel verhält, so daß es auf die relative Größe der Unterbrechung der korrelativen Beziehungen zwischen der Spitze und dem Wurzelkörper ankommt, wird eine Regeneration ausgelöst, da tatsächlich mehr als die Hälfte des in der Wurzelhälfte vorhandenen Perikambiums durchschnitten wurde. Dann wäre die Verzögerung der Regeneration in halbierten und angeschnittenen Wurzeln so zu erklären, daß hier durch den Einschnitt später als in einer nicht gespaltenen Wurzel die Regeneration ausgelöst wird. Wenn eine

gespaltene Wurzel dekapitiert wird, so wird sofort bei der Verwundung die Beziehung der Wurzelspitze zum Wurzelkörper vollständig unterbrochen und es kann, ohne daß die Wurzelhälfte erst jene einheitlichen Zustände erreichen müßte, wie sie in einer nicht gespaltenen Wurzel vorhanden sind, die Regeneration ausgelöst werden. Denn in jenem Zustande handelt es sich bloß um die Fähigkeit der Wurzel, die relative Größe der Unterbrechung der erwähnten korrelativen Beziehungen zu rezipieren und auf dieselbe zu reagieren. Da diese Beziehungen wahrscheinlich durch das Perikambium vermittelt werden, so wirkt ein vollständiges Durchschneiden des Pleroms in der Wurzelhälfte ähnlich wie eine Dekapitation. Tatsächlich haben wir gefunden, daß die tief durch das ganze Plerom angeschnittenen Wurzelhälften ebenso schnell regenerieren wie jene, die dekapitiert werden.

Man kann an gespaltenen Wurzeln noch die Richtigkeit unserer Ansicht prüfen, daß die korrelativen Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem Wurzelkörper durch das Perikambium vermittelt werden. In dem letzten Versuche wurde nämlich der Einschnitt von einer der durch den Längsschnitt getroffenen Seiten geführt, so daß der größere Teil aller Plerom-elemente durchschnitten werden mußte, wenn mehr als die Hälfte der Perikambialreihen durchschnitten werden sollte. Wenn man jedoch die Wurzelhälften von der intakten Seite anschneidet (Fig. 1 *z*), so kann mehr als die Hälfte der Pleromelemente durchschnitten werden, wobei von den Pleromzellreihen weniger als die Hälfte durchschnitten wird.

Es wurde schon bei Besprechung der äußeren Erscheinungen an den verwundeten Wurzeln hervorgehoben, daß in solchen Versuchen sehr leicht die Bildung von neuen Spitzen aus dem Seitenlappen hervorgerufen wird, wenn die Einschnitte schräg von unten geführt werden. Es wurde der ganze Entwicklungsgang derartiger Wurzelspitzen verfolgt, ich will hier jedoch bloß die Stadien, welche man 72 und 84 Stunden nach der Verwundung trifft, näher beschreiben.

Zunächst ist zu bemerken, daß man sich an solchen Wurzeln nicht sicher überzeugen kann, wie tief ursprünglich der Einschnitt geführt wurde. Denn die in der Nähe der Endigung des Einschnittes liegenden Perikambialzellen, sowie das ihnen anliegende Gewebe teilen sich so reichlich, daß das Ende des Einschnittes gewissermaßen vorgeschoben wird. Die beiden, durch den Ein-

schnitt gebildeten Wundflächen klaffen von einander, der Raum, den sie einschließen, wird durch die erwähnte rege Teilung zum großen Teile ausgefüllt. Umso auffallender ist es dann zu sehen, daß der Seitenlappen regeneriert, auch wenn in denselben ganz wenige Zellreihen des Pleroms aus dem Wurzelkörper eintreten. Seitenlappen, in welche keine Perikambialelemente eintreten, zeigen keine Regenerationsvorgänge, insbesondere bilden sie keine mit Statolithenstärke versehene provisorische Wurzelhaube. Es ist hier also die Regeneration streng an das Vorhandensein von Perikambialelementen gebunden.

Drei Tage nach der Verwundung ist die ursprüngliche Wurzelspitze (eigentlich nur ihre Hälfte) zur Seite gekrümmt. Sie hat sich trotzdem regeneriert, denn sowohl an der Spaltungswundfläche als auch an der unteren Wundfläche des Einschnittes hat sich eine neue Epidermis differenziert (Fig. 126 *D*). Die Seitenregeneration war ziemlich intensiv, es hat sich an der Halbierungswundfläche eine neue Abgrenzung des Pleroms (*P*) der Rinde gegenüber differenziert. Der Seitenlappen hat sich, wenn er eine genügende Anzahl von Plerom-elementen enthält, zu einer Wurzelspitze umgewandelt. Sie besitzt eine Wurzelhaube mit einem Statocytenkomplex, weiter ein Transversalmeristem, welches sich aus dem Plerom auch ins Periblem erstreckt. An einem Medianschnitt konnte ich feststellen, daß sich in den Seitenlappen der in Fig. 126 dargestellten Wurzelhälfte neun Zellstränge des Pleroms verfolgen lassen. Dennoch hat sich das Plerom der neuen Wurzelspitze an der Wundfläche deutlich abgegrenzt.

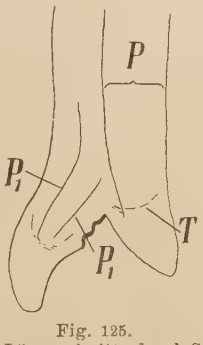


Fig. 125.

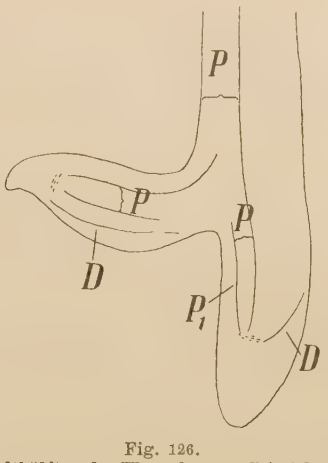


Fig. 126.

Längsschnitte durch Spalthälften der Wurzeln von *Vicia faba*, welche durch schräg von unten von der intakten Seite geführte Einschnitte verwundet wurden, 3 Tage nach der Verwundung.

Bemerkenswert war das Verhalten von Seitenlappen, welche eine sehr geringe Anzahl von Plerom-elementen enthielten. Auch diese bildeten sich zu neuen Spitzen um, obzwar ich Fälle

beobachtete, wo sich an dem Medianschnitt nur drei, vier oder fünf Zellstränge aus dem Plerom in den Seitenlappen verfolgen ließen. Dennoch bildet sich in demselben eine Haube, in der drei Tage nach der Verwundung diffuse Stärke abgelagert erscheint (in einigen Zellen verhalten sich die Kerne wie spezifisch schwerere Körperchen), dieselbe ist vom Meristem des Seitenlappens deutlich bogenförmig abgegrenzt (Fig. 125 *T*), welche Abgrenzung einem sich differenzierenden Transversalmeristem ähnlich ist. Doch muß erwähnt werden, daß sich in derartigen Seitenlappen, welche zu wenig Pleromelemente enthalten, auch im weiteren Verlaufe des Entwicklungsganges kein ordentliches Transversalmeristem differenziert und daß ihre weitere Entwicklung früh eingestellt wird.

An der ursprünglichen Spitze wird dagegen eine vollkommene Seitenregeneration durchgeführt, so daß dieselbe schon drei Tage nach der Verwundung eine neue Epidermis und ein vollständig geschlossenes Plerom (P_1) besitzt. Bemerkenswert ist eine Erscheinung, welche ich bei diesen Versuchen regelmäßig beobachtet habe. Wurde der schräge Einschnitt in die Spalthälfte der Wurzel nicht zu tief geführt, so hat sich zwar die ursprüngliche Spitze immer zur Seite gekrümmt, doch verschwand aus ihrer Haube die Stärke nicht. Durch ihre Krümmung gelangt jedoch die Wurzelspitze in eine geotropische Reizlage und sie reagiert auch geotropisch. Die Krümmung erscheint jedoch in der Wurzelhaube selbst und ist, wenn diese genug lang ist, sehr auffallend, wie das z. B. in Fig. 126 und 127 zu sehen ist. Somit muß der Wurzelhaube nicht nur das geotropische Perzeptionsvermögen (da an eine Zuleitung des Reizes aus dem Wurzelkörper selbst schwerlich zu denken ist), sondern auch die Krümmungsfähigkeit zugesprochen werden.

Daß sich aus dem Seitenlappen eine vollkommene Wurzelspitze differenzieren kann, konnte an zahlreichen Wurzeln schon 84 Stunden nach der Verwundung festgestellt werden. Es geschieht dies jedoch nur da, wo eine größere Anzahl von Pleromsträngen in den Seitenlappen eintritt. Bei der in Fig. 127 dargestellten Wurzel waren es etwa 10—11 Zellreihen, die sich an einem medianen Längsschnitt in die neue Spitze verfolgen ließen. Der aus dem Seitenlappen entstandenen Wurzelspitze fehlt nur die Epidermis an der Wundfläche, ebenso der ursprünglichen Spitze an der Halbierungswundfläche. An der anderen Seite ist bei beiden Wurzeln eine neue Epidermis differenziert (Fig. 127 *D*). In beiden

Spitzen ist auch das Plerom abgegrenzt (P_1). In der neuen Spitze bildet es jedoch bloß einen sehr dünnen Gewebestreifen. Auch das Transversalmeristem ist hier schwach entwickelt, es verbreitet sich aus dem Plerom auch ins Periblem. Beide Spitzen besitzen in ihrer Haube reichliche Statolithenstärke, die Haube der neuen Spitze ist herabgekrümmt. Diese Krümmung ist nicht traumatropisch, denn an einfach längsgespaltenen Wurzeln, die in ihrer Ruhelage wuchsen, war sie nie zu beobachten (vgl. Fig. 110).

Die Versuche mit gespaltenen und durch schräg von unten von den intakten Flanken geführte Einschnitte verwundeten Wurzeln beweisen in eklatanter Weise, daß es bei der Auslösung der Regeneration nicht in erster Reihe auf das Durchschneiden der Pleromzellstränge ankommt. Denn es wird eine Regeneration ausgelöst, auch wenn der größere Teil des Pleroms unversehrt bleibt. Wir werden auch hier zu der Annahme geführt, daß es bei der Auslösung der Regeneration auf das Perikambium ankommt. Doch kommt für die Ausführung einer vollständigen Regeneration dem Plerom eine große Bedeutung zu. Wenn nicht eine genügende Anzahl von Pleromelementen in dem regenerierenden Teile gegenwärtig ist, so wird der Vorgang meist früh unter den Einfluß der übrigen regenerierenden Teile eingestellt. Ist diese Hemmung nur korrelativ? Und in der „Korrelation“ denken wir uns hier auch den Einfluß eines primär oder sekundär vorhandenen mangelhaften Zuflusses von Bau- und Betriebsstoffen. Diese Frage wird sich leicht beantworten lassen. Wir halbieren die Wurzeln und schneiden sie dann schräg von unten an. In den Fällen, wo der Seitenlappen früh seine Weiterentwicklung einstellt, schneiden wir die ursprünglich (jetzt schon ergänzte) Wurzelspitze ab und beobachten, ob der Seitenlappen einer weiter wachsenden Spitze Ursprung geben kann. Derartige Versuche haben immer zum Resultate geführt, daß Seitenlappen, welche nur Periblem- und Perikambialelemente enthielten, keines weiteren Wachstums fähig sind. Es werden an solchen Wurzeln bald Seitenwurzeln gebildet, von welchen eine die Spitze der Hauptwurzel ersetzen kann.

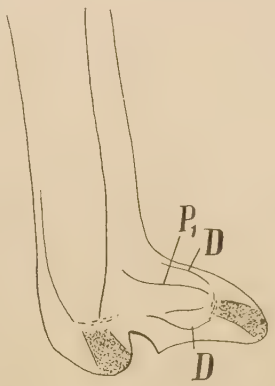


Fig. 127. — Längsschnitt durch eine Spalthälfte der Wurzel von *Vicia faba*, welche durch schräg von unten von der intakten Seite geführte Einschnitte verwundet wurde, $3^1/_2$ Tag nach der Verwundung.

Dasselbe gilt für Seitenlappen, welche eine geringe Anzahl von Pleromzellreihen enthalten. Auch diese sind nicht fähig, die fehlende Wurzelspitze zu ersetzen. Enthält jedoch der Seitenlappen eine genügende Anzahl von Pleromzellreihen (soweit ich es abschätzen konnte mindestens etwa ein Achtel von allen Pleromreihen), so bildet er sich zu einer kompletten normalen, obzwar dünnen Spitze um, welche die fehlende Spitze ersetzt.

Bereits Simon hat an dekapitierten Wurzeln Lamellen ausgeschnitten und isoliert oder bestimmte Gewebe vernichtet, um zu erkennen, welche Gewebe unumständlich nötig in einem bestimmten Teile eines Wurzelmeristems anwesend sein müssen, wenn eine Regeneration ausgelöst werden soll. Er ist zum Resultate gekommen, daß es auf das Perikambium in erster Reihe ankommt: fehlt dasselbe oder wurde es in irgend einem isolierten Teile des Wurzelmeristems getötet, so tritt keine Regeneration auf. Ich habe ähnliche Versuche angestellt. Als Resultat stellte sich heraus, daß tatsächlich die Regeneration in erster Reihe von der Anwesenheit des Perikambiums abhängig ist.

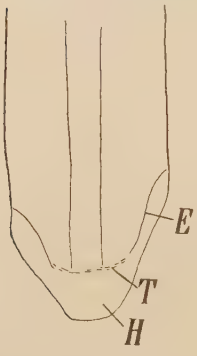


Fig. 128.

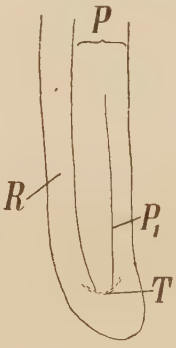


Fig. 129.

Längsschnitte durch Lamellen, die an einer dekapitierten Wurzel durch zwei parallele Längsschnitte hergestellt wurden, 3 Tage nach der Verwundung.

Der einfachste Versuch dieser Art war der, wo an einer dekapitierten Wurzel durch zwei parallele Längsschnitte, die im Bereiche des Pleroms nahe bei der Längsachse der Wurzel geführt wurden, eine Mittellamelle hergestellt wurde, welche bloß an den intakten Flanken Perikambium besaß, da ein Teil desselben mit den Seitenlappen entfernt wurde. Diese Mittellamelle regenerierte schon nach drei Tagen eine neue Spitze. Sie besaß eine provisorische Wurzelhaube mit einem mächtig entwickelten Statocytenkomplex, dieselbe war vom Wurzelmeristem durch ein schon fertig differenziertes Transversalmeristem getrennt. Auch eine neue Epidermis differenzierte sich, ihre äußere Kontour wurde, da es sich um eine direkte Regeneration handelte, durch schräg verzogene Querwände gebildet. An Längsschnitten, die parallel mit den Wundflächen geführt wurden, macht eine solche Wurzel fast den Eindruck einer einfach dekapitierten Wurzel (Fig. 128). An Längs-

schnitten, die senkrecht zu dieser Richtung geführt wurden, sieht man, daß eine teilweise Ergänzung der Lamelle auch in der Querrichtung stattgefunden hat, doch war diese Ergänzung bloß im Bereiche ihres jüngsten Teiles bedeutender, obzwar gar nicht vollständig (Fig. 129).

An Querschnitten durch solche Lamellen (drei Tage nach der Verwundung) konnte man ebenfalls feststellen, daß die Ergänzung der fehlenden Seitenlappen bloß in ihrem jüngsten Teile mit einer nennenswerten Intensität vor sich gegangen ist. Da war auch zu sehen, daß sich das Plerom wieder geschlossen hat (Fig. 130*a*—*c*), was in größerer Entfernung vom Transversalmeristem nicht mehr der Fall ist. In den Figuren 130*a*—*e* sind Querschnitte durch

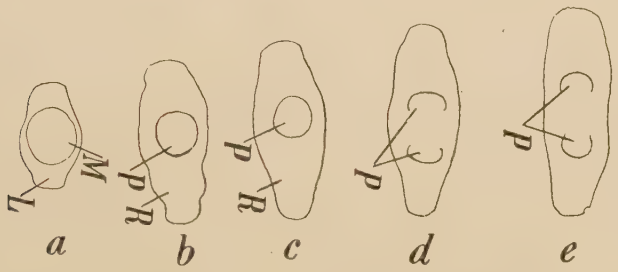


Fig. 130. — Querschnitte durch Lamellen, die an einer dekapitierten Wurzel durch zwei parallele Längsschnitte hergestellt wurden, 3 Tage nach der Verwundung.

eine solche Lamelle in verschiedenen aufeinander folgenden Höhen dargestellt. In der Höhe des Transversalmeristems (Fig. 130*a*) fällt ein großer Teil des Periblems den lateralen Teilen der provisorischen Wurzelhaube zu (*L*). Doch entsteht auch hier nicht das ganze Transversalmeristem bloß aus dem Plerom, seine lateralen Teile werden von den inneren Zellreihen des Periblems gebildet. In den höher gelegenen Teilen der Mittellamelle erscheint die Ergänzung in der Querrichtung recht unbeträchtlich (Fig. 130*b* und *c*), doch ist das Plerom geschlossen. Noch höher erscheint das Plerom nicht mehr geschlossen (Fig. *d* und *e P*), die Ränder seiner beiden Hälften sind bloß nach innen gekrümmt.

Auch wenn eine nicht ganz mediane Lamelle hergestellt wurde, bei welcher der eine Schnitt dicht neben dem Plerom, der andere etwa median im Plerom selbst geführt wurde, erschien eine Neubildung der Wurzelspitze nach drei Tagen ungefähr vollendet. In Figur 129 ist ein Längsschnitt durch eine solche Lamelle dar-

gestellt. Die Wurzelhaube ist deutlich an der Seite, wo das Plerom durchschnitten wurde, stärker entwickelt. An dieser Seite hat sich auch eine neue Grenze (P_1) zwischen dem Plerom und der neuen Rinde bis auf eine bestimmte Entfernung vom Vegetationspunkt differenziert. Das Transversalmeristem hat sich simultan sowohl an der Seite, welche ein Perikambium besaß, als auch an jener, die es entbehrte, angelegt. An dieser gibt es keine Teilungen, welche in einer so speziellen Beziehung zur Bildung des Transversalmeristems ständen wie es die „Bogenteilungen" sind. Vielmehr wird hier der bogenförmige Verlauf der Zellschichten dadurch bedingt, daß die radialen Zellreihen, welche bei dem Ergänzungsvorgang der fehlenden Hälfte entstanden sind, schräg verzogen sind und auch ihre periklinalen Scheidewände sind schräg zur Längsachse der Wurzel orientiert. Es ist natürlich nicht so breit wie in einer einfach dekapitierten Wurzel, da überhaupt die ganze neue Wurzelspitze dünner ist.

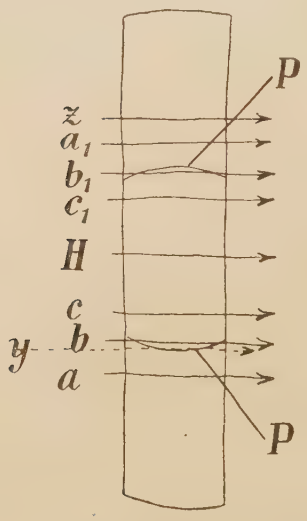


Fig. 131 — Schema des Querschnittes durch eine Lamelle aus der Wurzel von *Vicia faba*.

An jener Seite, wo durch den Längsschnitt bloß das Periblem getroffen wurde, gibt es keine Teilungen, die zu einer Ergänzung des abgeschnittenen Rindenstreifens in direkter Beziehung ständen. Zwar werden sofort nach der Verwundung entstehende Teilungsfiguren unter dem Einfluß des Wundreizes senkrecht auf die Richtung der Wundfläche gestellt, wodurch mit dieser parallel verlaufende Scheidewände entstehen, aber eine wirklich spezifisch auf die Ergänzung der abgetrennten Rindenteile hinlaufende Zellbildung, die eventuell mit dem Auftreten einer besonderen meristematischen Bildungsschicht verbunden wäre, läßt sich nicht beobachten. Dies wirft die Frage auf, ob überhaupt durch eine bloße Verwundung der Rinde Regenerations- eventuell Heilungsprozesse ausgelöst werden.

In weiteren Versuchen wurde an einer dekapitierten Wurzel eine mediane Lamelle hergestellt, dieselbe dann durch einen senkrecht auf die Lamelle geführten medianen Längsschnitt (Fig. 131 *H*) halbiert. Jede Hälfte der Lamelle besaß einen Teil des Perikambiums, sowie auch Teile von allen übrigen Geweben. Sie bildeten

eine neue Spitze, welche ungefähr vier Tage nach der Verwundung fertig war. Interessanter waren Versuche, wo die Medianlamelle von dekapitierten Wurzeln durch zwei im Perikambium oder nahe bei demselben geführte Längsschnitte in drei Streifen geteilt wurde. Wenn die beiden Schnitte etwa so geführt wurden, wie die Pfeile *a* in Fig. 131 angeben, dann enthielten die beiden peripheren Streifen natürlich kein Perikambium, sondern bloß Rinde und Dermatogen. Solche Streifen regenerierten nicht, sie zeigten auch keine neue, nach der Verwundung entstandene radiale oder tangentiale Scheidewände. An der durch die Dekapitation entstandenen Wundfläche gab es keinen Callus, auch die den Längswundflächen anliegenden Zellen waren nicht hypertrophisch. $3^3/_4$ Tage nach der Verwundung enthielten die betreffenden Gewebestreifen keine einzige Kernteilungsfigur, alle ihre Zellen waren plasmaarm, die Kerne zuweilen von unregelmäßiger Form.

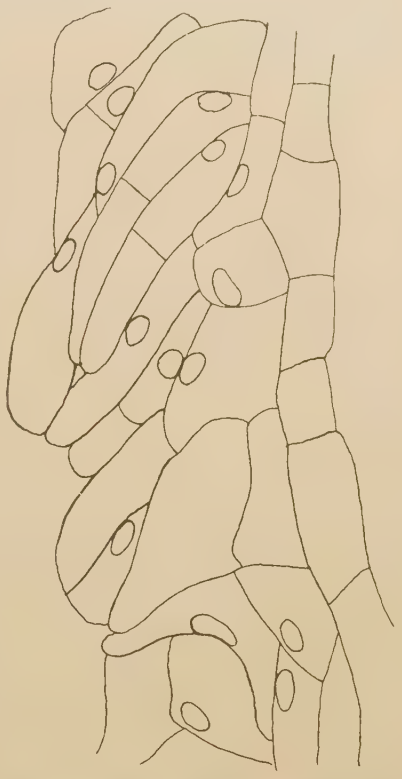


Fig. 132. — Hypertrophierte Perikambialzellen aus einer Lamelle, 80 Stunden nach der Verwundung.

Wurde ein solcher Längsstreifen so hergestellt, daß der auf die Lamelle senkrechte Einschnitt im Bereiche des Perikambiums geführt wurde, etwa wie der Pfeil *b* in Fig. 131 angibt, so jedoch, daß er keine Pleromzellen, sondern bloß einen schmalen Streifen von Perikambialzellen enthielt, so wurde ebenfalls keine Regeneration ausgelöst. Doch wies der Längsstreifen an jener Seite, wo er intakte Perikambialzellen an seiner Oberfläche besaß, tangentiale Längsteilungen auf, außerdem erschien da eine sehr charakteristische, sonst niemals beobachtete Hypertrophie der Perikambialzellen, an welcher auch die denselben anliegenden innersten Rindenschichten teilnehmen konnten. Die Zellen wachsen nämlich senkrecht zur Wundfläche stark heran und können schließlich verschiedenartige, unregelmäßige Formen annehmen. Sie weisen bloß wenige und

zwar tangentiale Teilungen auf, die Zellen bleiben einkernig (Fig. 132). Ich bemerke nochmals, daß ich diese Erscheinung bloß dann beobachtet habe, wenn das Perikambium und die ihm anliegenden inneren Rindenschichten durch Längsschnitte bloßgelegt wurden. Einen ähnlichen Fall hat offenbar auch Burns (I) vor sich gehabt, doch macht er nicht nähere Angaben, welchem Gewebe die von ihm gezeichneten hypertrophischen Zellen angehören. Man sieht, daß in diesem Falle die bloße Anwesenheit von Perikambialzellen in dem Gewebestreifen nicht genügt, um eine Regeneration zu ermöglichen. Man könnte meinen, daß die Verwundung, welche direkt am Perikambium vor sich gegangen ist, dasselbe beschädigt hat. Das ist jedoch kaum der Fall, denn die Zellen weisen ja auch Teilungen auf, so daß die eventuelle Beschädigung nicht stark sein konnte.

Ebensowenig regenerierte ein Gewebestreifen, welcher bloß aus Pleromelementen besteht, der also aus einer Mittellamelle etwa durch die Schnitte c, c_1 (Fig. 131) isoliert wurde. Enthält er an einer Seite bloßgelegte Perikambialzellen (wenn also statt des Schnittes c etwa der Schnitt y geführt wird), so sind in demselben $3^3/_4$ Tage nach der Verwundung zahlreiche Teilungsfiguren vorhanden, die zur Verdickung des Streifens beitragen, denn sie führen zu tangential und radial gestellten Scheidewänden. Es kommt jedoch nicht zu einer vollkommenen Regeneration, ja es wird nicht einmal die provisorische Wurzelhaube gebildet.

Dagegen regenerierte sehr gut ein aus der Mittellamelle ausgeschnittener Gewebestreifen, welcher Pleromelemente, das Perikambium und einige Rindenschichten enthielt. Die beiden Schnitte wurden etwa so geführt, wie die Pfeile c und z in Fig. 131 angeben. Sowohl im Plerom als auch an der Rinde erschienen zahlreiche tangentiale und radiale Längsteilungen, wodurch die Zellschichten an der Spitze des Streifens vermehrt wurden, obzwar derselbe noch immer ziemlich dünn blieb. Die provisorische Wurzelhaube war $3^3/_4$ Tage nach der Verwundung von dem Wurzelmeristem durch bogenförmig verlaufende Zellschichten abgegrenzt (Fig. 133 T), welche offenbar später dem Transversalmeristem Ursprung gegeben hätten. Eine Epidermis war noch nicht differenziert, in der Wurzelhaube begann sich jedoch schon ein Statocytenkomplex zu bilden. Auch die neue Grenze zwischen dem Plerom und der aus dem ursprünglichen Plerom entstehenden Rinde ist bloß schwach angedeutet. Jedenfalls ist die Regeneration verzögert,

da einfach dekapitierte Wurzeln schon drei Tage nach der Verwundung eine fertige, neugebildete Spitze besitzen.

Die Differenzierung der Wurzelhaube ist an jener Seite, welche Rindenelemente besitzt, weiter fortgeschritten. Die meristematische Zone, durch deren Teilungen die Rindenschichten vermehrt werden sollen, ist an dieser Seite aus der ersten, zweiten und dritten Zellschicht unter der Wundfläche entstanden. Die entsprechenden meristematischen Schichten sind im Plerom bedeutend tiefer gelegen. Durch die Tätigkeit des ersteren Meristems wurde die Zahl der Rindenschichten von 7—8 auf 12—15 gebracht, im Plerom von etwa 12—14 auf 17—19. Wie man sieht, kann die Wurzelhaube sowohl aus Plerom- als auch aus Periblemelementen entstehen, ebenso die Rinde.

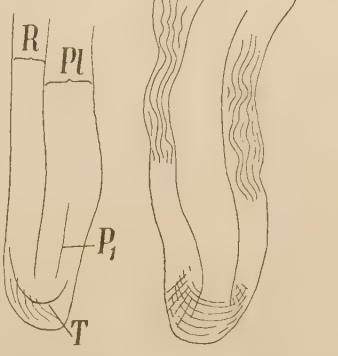


Fig. 133. Fig. 134.
Längsschnitte durch Lamellenteile aus der Wurzel von *Vicia faba*, $3^3/_4$ Tage nach der Verwundung.

Die Verzögerung des Regenerationsvorganges an dem eben beschriebenen Streifen könnte durch verschiedene Umstände erklärt werden. Es ist ja eine relativ geringe Menge von Periblemelementen, auch von Plerom- und Perikambialzellen vorhanden. Es muß daher untersucht werden, welches Gewebe bei der Verzögerung ausschlaggebend war. Es wurden aus Mittellamellen Gewebestreifen isoliert, welche nur 3 bis 4 Rindenschichten besaßen, jedoch zu beiden Seiten des Pleroms. Sie besaßen daher beträchtlich mehr Perikambial- und Pleromzellen, als in dem früheren Fall. Sie wurden aus einer Mittellamelle etwa durch die Schnitte a und a_1 (Fig. 131) hergestellt. Aber auch da wird die Regeneration verzögert, obzwar sie natürlich später zur Bildung einer vollkommenen Wurzelspitze führt. An einem solchen Längsstreifen ist $3^3/_4$ Tage nach der Verwundung die Wurzelhaube angelegt, aber noch nicht deutlich vom Wurzelmeristem unterschieden. Sie besteht nämlich aus noch ziemlich plasmareichen kleinen Zellen, welche auch noch Teilungsfiguren enthalten. Dennoch läßt sich schon etwa die Zone feststellen, wo sich das Transversalmeristem differenzieren wird. In Fig. 134 ist der Verlauf der Zellwände in der Haube der sich bildenden Wurzelspitze angegeben, welcher, wie zu sehen, ein bogenförmiger ist. Es ist dies eine für

die Wurzelhaube charakteristische Anordnung. An der Grenze zwischen diesem Endteil und dem Wurzelkörper würde sich wohl ein Transversalmeristem differenzieren. Die Längswände der Rindenzellen verlaufen in der Streckungszone sowie in den schon ausgewachsenen Teilen der Mittellamelle stark wellenförmig oder geschlängelt, was hier offenbar auf das stärkere Wachstum der Rinde als des Pleroms zurückzuführen ist.

Also auch hier war die Regeneration verzögert, trotzdem der Streifen an zwei entgegengesetzten Seiten Periblemschichten und Perikambium sowie relativ viel vom Plerom enthielt. Es scheint daher, daß die Intensität der Regeneration von der Menge des disponiblen zum Vorgang nötigen Zellenmaterials abhängig ist und daß dieselbe gehemmt wird, wenn die Menge des Zellenmaterials stärker vermindert wird. Da die Verzögerung etwa gleich groß ist in Gewebestreifen, welche bloß an einer Seite des Pleroms die Perikambiumschicht besitzen wie in jenen, welche doppelt so viel Perikambium besitzen, so kann der Anzahl der im regenerierenden Teile vorhandenen perikambialen Zellreihen an sich keine entscheidende Bedeutung für die Intensität des Regenerationsvorganges zukommen. Dasselbe gilt vom Plerom und Periblem. Im weiteren soll noch über spezielle Versuche referiert werden, welche entscheiden sollen, welche von diesen Geweben anwesend sein müssen, wenn eine Regeneration überhaupt vor sich gehen soll. Aus den eben besprochenen Versuchen kann jedoch der Schluß gezogen werden, daß, wenn die Regeneration überhaupt ausgelöst wird, ihre Intensität von der Menge des regenerierenden Zellenmaterials abhängig erscheint. Ist diese Abhängigkeit direkt, oder indirekt dadurch, daß nur bei gleichzeitiger Anwesenheit anderer mächtigerer regenerierender Meristemkomplexe an derselben Wurzel die Regeneration in den kleineren Komplexen korrelativ verzögert oder ganz unterdrückt wird?

Um diese Fragen beantworten zu können, wurden zunächst Wurzeln dekapitiert und durch drei oder vier parallele, 0,4 bis 0,5 mm lange Längsschnitte verwundet. Dieselben waren verschiedenartig in der Wurzel verteilt. Die Wurzeln wurden zwei und drei Tage nach der Verwundung fixiert und senkrecht auf die parallelen Längsschnitte geschnitten. Dieses Verfahren hat einen großen Vorteil vor dem Verfahren, wo durch lange Längsschnitte einzelne Gewebestreifen isoliert werden, denn an diesen kann man drei oder vier Tage nach der Verwundung nicht ganz sicher fest-

stellen, aus welchen Zellschichten der Gewebestreifen ursprünglich bestanden hat.

Die durch solche Längsschnitte an dekapitierten Wurzeln ausgelösten Vorgänge sollen an einigen speziellen Beispielen erläutert werden. Fig. 135 stellt eine Wurzel dar, welche nach der Dekapitation durch drei parallele Längsschnitte verwundet wurde. An einem Medianschnitt erschienen diese Längsschnitte in der nachfolgenden Weise verteilt: Der erste (I) wurde dicht neben der dritten oder vierten Rindenschicht geführt, der zweite ein wenig neben dem Perikambium, so daß ein Streifen von demselben in den durch die Schnitte I und II begrenzten Lappen kam, der dritte (III) wieder neben dem Perikambium, jedoch so, daß in dem äußeren Lappen (*L*) kein Perikambialelement enthalten war. Nach zwei Tagen erscheint die durch die Einschnitte II und III begrenzte Mittellamelle in reger Regeneration begriffen. Sie ist von allen vier Teilen, in welche das Wurzelmeristem geteilt wurde, am längsten, enthält eine deutliche provisorische Haube, in der sich ein Statocytenkomplex zu differenzieren beginnt, auch ist sie schon vom Wurzelmeristem ziemlich deutlich abgegrenzt. Es hat sich eine neue Grenze zwischen dem Plerom und den lateralen, durch zahlreiche tangentiale Teilungen entstandenen Zellschichten, die die künftige Rinde vorstellen, gebildet. Von einer Epidermis ist noch nichts zu sehen.

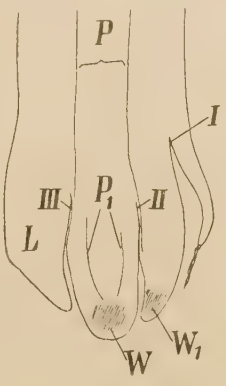


Fig. 135.
Medianschnitt durch dekapitierte und durch drei Längsschnitte verwundete Wurzel von *Vicia faba*, 2 Tage nach der Verwundung.

Der durch die Einschnitte I und II begrenzte Wurzellappen besitzt ebenfalls in seinem Ende eine provisorische Wurzelhaube (W_1), in ihren Zellen gibt es nur diffus verteilte Stärkekörner. Der Lappen zeigte jedoch sehr spärliche tangentiale Teilungen, welche mit einer Seitenregeneration in Verbindung standen, und diese gingen meist in den Zellen der inneren Rindenschichten vor sich. Die Perikambialzellen, welche sich direkt an der Wundfläche befanden, waren zumeist callusartig hypertrophiert und unregelmäßig vergrößert. In dem großen Seitenlappen *L*, welcher keine Perikambialelemente enthält, ist keine Wurzelhaube angelegt, auch enthält derselbe spärliche tangentiale neue Scheidewände, und zwar nur in den innersten Rindenschichten. Er ist kürzer als die beiden vorigen, seine äußeren Zellschichten bleiben in

ihrem Längenwachstum stark zurück. Am kürzesten ist der dünne Seitenlappen der entgegengesetzten Seite, in welchem überhaupt keine Teilungen mehr vor sich gehen.

In diesem Falle ist sehr gut zu sehen, daß die Regenerationsfähigkeit von dem Vorhandensein der Perikambialelemente abhängig ist. Der Seitenlappen *L* besteht aus mehr Zellen als jener, welcher durch die Einschnitte I und II begrenzt ist (von diesem wurde ja der kürzeste Seitenlappen abgeschnitten), und doch zeigt nur jener Anfänge einer Regeneration, dieser nicht. Doch ist bei ihm besonders die Seitenregeneration höchst unvollkommen und es differenziert sich noch kein Transversalmeristem, wogegen in der Mittellamelle schon die bogenförmige Anordnung der Zellen an der Grenze zwischen der Haube und dem Meristem deutlich ausgeprägt ist. Die regenerierenden Lamellen konkurrieren jedoch schon jetzt miteinander und ich habe beobachtet, daß später immer eine am stärksten wächst und die ursprüngliche Spitze ersetzt, die übrigen stellen allmählich ihr Weiterwachstum ein.

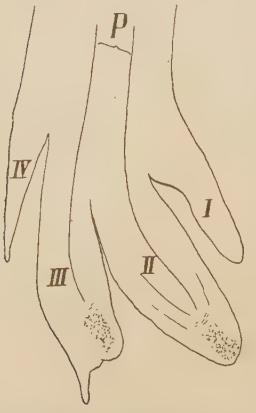


Fig. 136. — Medianschnitt durch dekapitierte und durch drei Längsschnitte verwundete Wurzel von *Vicia faba*, 2 Tage nach der Verwundung.

Das zeigt sich schon teilweise drei Tage nach der Verwundung. Eine Lamelle ist da schon vollständig zu einer neuen Spitze umgewandelt und auch am längsten, die übrigen sind kürzer und wenn sie nur Rindenelemente enthielten, so enthalten sie keine einzige Teilungsfigur mehr. Das war z. B. bei der in Fig. 136 dargestellten Wurzel der Fall. Die beiden Seitenlappen I und IV enthalten nur äußere Rindenschichten und die Epidermis. Sie zeigen keine Regeneration und bestehen aus plasmaarmen, sich nicht mehr teilenden Zellen. Die Lamelle II ist zu einer vollkommenen Spitze regeneriert, doch ist ihre Epidermis noch schwach entwickelt, teilweise nur angedeutet. Das Transversalmeristem ist mächtig und normal, die Haube enthält einen mächtigen Statocytenkomplex. Der Lappen III enthält weniger Pleromreihen, jedoch mehr Rinde als die Lamelle II. Der Lappen ist kürzer als die Lamelle II, er enthält einen deutlichen Statocytenkomplex, doch ist das Transversalmeristem schwächer entwickelt (es besteht aus viel weniger Zellen), das Plerom ist noch nicht abgegrenzt. Auch ist von einer neuen Epidermis noch nichts zu sehen.

Je weniger Pleromelemente die Wurzellappen oder Lamellen enthalten, desto früher stellen sie ihr Wachstum ein. Solche, die bloß Perikambialelemente vom Plerom enthalten, gaben niemals einer vollständigen Wurzelspitze Ursprung. Sie bildeten zwar einen haubenartigen Callus, welcher durch bogenförmige Zellschichten vom Meristem abgegrenzt war, aber es differenzierte sich kein Plerom. Dieses ist niemals aus Rinden- oder Perikambialelementen entstanden. Auch bildeten solche Lappen oder Lamellen keinen Statocytenkomplex aus, überhaupt waren an ihnen nur die ersten Anfänge einer Regeneration zu beobachten, zu einer vollkommenen Neubildung der Wurzelspitze kam es nicht und zwar auch dann nicht, wenn alles übrige regenerationsfähige Meristem der Wurzel genommen wurde. Wenn man also an der Wurzel Seitenlappen herstellt, welche nur Perikambial- und Periblemelemente enthalten, und das übrige Meristem entfernt, so bildet sich aus dem Lappen dennoch keine Wurzelspitze aus.

Wir haben schon die Frage aufgeworfen, wodurch die Bildung einer neuen Spitze ausgelöst wird und haben angedeutet, daß dabei dem Durchschneiden des Perikambiums eine entscheidende Bedeutung zukommt. Ebenso können wir fragen, wodurch die Vorgänge der Seitenregeneration ausgelöst werden. Kommt vielleicht auch hier dem Perikambium eine so große Bedeutung wie bei der Bildung einer neuen Spitze zu? Es wurden in dieser Beziehung spezielle Versuche angestellt, über welche schon bei der Behandlung der äußeren Erscheinungen an den verwundeten Wurzeln referiert wurde. Es wurden sehr junge Keimwurzeln von *Vicia faba* durch Längseinschnitte verwundet, welche etwa in ein Drittel (eventuell noch tiefer) des Transversalmeristems (sowie auch des oberen Teiles der Wurzelhaube) und des Pleroms geführt wurden. Niemals wurde das ganze Plerom durchschnitten. Zweitens wurden ähnliche Längseinschnitte von zwei entgegengesetzten Seiten geführt, jedoch möglichst so, daß eben nur das Perikambium durchschnitten wurde. Sowohl durch einen als auch durch zwei solche Einschnitte wurden tatsächlich analoge Vorgänge ausgelöst, wie durch eine Längsspaltung. Doch wurde nach Verwundung durch einen Einschnitt, welcher nicht tiefer als zur Mitte des Pleroms reichte, nie eine Zweiteilung des Pleroms und des Vegetationspunktes erzielt. Reichte der Einschnitt tiefer als zur Mitte des Pleroms, so wurde eine Zweiteilung des Pleroms erzielt. Wurde der Vegetationspunkt selbst (hier also das Transversalmeristem) tiefer als zur Mitte des

Pleroms durchschnitten, oder durch zwei von entgegengesetzter Seite geführte Einschnitte, von denen jeder etwa in ein Drittel des Transversalmeristems reichte, verwundet, so wurden ebenso wie nach einer Längsspaltung zwei neue Vegetationspunkte gebildet, doch erscheinen dieselben noch lange (7 Tage) nach der Verwundung als zwei bloße unscheinbare Höckerchen an der Wurzelspitze.

Ich will nun einige Fälle eingehender beschreiben. Zunächst wurde die Wurzel so verwundet, daß eben das Perikambium durchschnitten und das Transversalmeristem angeschnitten wurde. Nach drei Tagen waren in der Haube keine Vorgänge festzustellen, die auf eine Regeneration oder Wundheilung in den Haubenzellen selbst hindeuten würden. Im Transversalmeristem wurden alle in der Nähe der Wunde liegenden Zellen zu einer regen Teilung veranlaßt, die Scheidewände waren parallel zur Wundfläche orientiert, so daß die neu entstehenden Zellen Reihen bildeten, welche senkrecht zur Verwundung verliefen. Die Wundflächen divergierten stark von einander. Wenn der Einschnitt nicht radial, sondern tangential geführt wurde, so wurde der so entstandene Seitenlappen plasmaarm und callusartig (Fig. 137 *C*), auch gab es in ihm keine Regenerationsteilungen, welche im Gegenteil an der anderen Wundfläche reichlich vorhanden waren. In der Figur 137 sind die Richtungen der Zellreihen sowie die Lage des Meristems (*m*) eingezeichnet, welche zur Regeneration beitragen und man sieht, daß sie sich auf jenen Teil beschränken, welcher den größeren Teil des Wurzelmeristems enthält. Der Seitenlappen (*C*) wird callusartig und er stellt allmählich seine Weiterentwicklung ein, ähnlich wie die alte Spitze nach einer Verwundung durch einen hinreichend tiefen Quereinschnitt. In Wurzeln, welche durch einen radial geführten Längseinschnitt versehen wurden, bildet sich ein Ergänzungsmeristem (ähnlich wie das mit *m* in Fig. 137 bezeichnete) unter den beiden Wundflächen. Man sieht, daß es dasselbe Meristem ist, welches sich nach einer Längsspaltung differenziert. Wogegen es jedoch im Bereiche des Vegetationspunktes gleichzeitig und gleichmäßig in allen durch die Verwundung getroffenen Zellschichten entstehen kann, bildet es sich in den Partieen, wo das Plerom deutlich entwickelt ist, zunächst im Bereiche des Perikambiums und verbreitet sich im Plerom wie in den inneren Rindenschichten. Es werden gegen die Wundflächen hin Zellreihen gebildet, welche zwar den Einschnitt nicht ausfüllen, aber die inneren Teile der

Wundflächen vorwärts drängen. Je weiter man sich vom Transversalmeristem entfernt, desto schwächer ist das Ergänzungsmeristem ausgebildet und desto früher stellt es seine Tätigkeit ein.

Wenn der Einschnitt über die Mitte des Transversalmeristems und des Pleroms geführt wurde, so wurden meist zwei neue Vegetationspunkte gebildet, auch das Plerom teilte sich im Bereiche des Längseinschnittes. Dies kommt so zustande, daß sich vom Ende des Einschnittes eine callusartige Veränderung der Zellen verbreitet, wodurch das Transversalmeristem in zwei Gruppen von meristematischen Zellen geteilt wird, die sich dann jede für sich ergänzen. In den Partieen des Wurzelkörpers, wo das Plerom schon differenziert ist, verlieren die Perikambialzellen gegenüber dem Ende des Einschnittes (Fig. 138 *X*) ihren ursprünglichen Charakter und werden schließlich zu parenchymatischen Rindenzellen. Dadurch

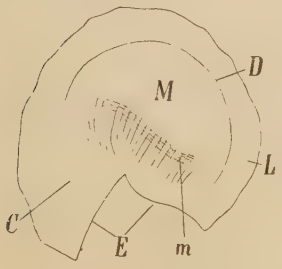


Fig. 137.

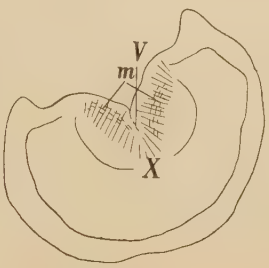


Fig. 138.

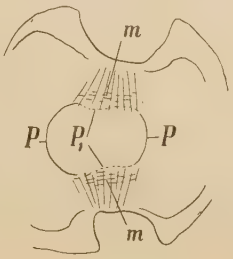


Fig. 139.

Querschnitte durch Wurzeln, welche durch einen oder zwei (139) Längseinschnitte verwundet wurden, 3 Tage nach der Verwundung.

wird das Perikambium in zwei Partieen geteilt, jede ergänzt sich für sich, d. h. bildet durch die Tätigkeit eines Meristems (Fig. 138 *m*) Zellreihen gegen die Wundflächen hin, wodurch dieselben konvex werden und teilweise (Fig. 138 *V*) verwachsen können.

Ähnliche Resultate ergaben Versuche, wo die Wurzel durch zwei von entgegengesetzter Seite geführte Längseinschnitte verwundet wurde. Zunächst wurden die Einschnitte so geführt, daß eben nur das Perikambium durchschnitten und das Transversalmeristem schwach von zwei Seiten angeschnitten wurde. Es entstanden zwei Meristeme (Fig. 139 *m*), durch deren Tätigkeit gegen die Einschnitte Zellreihen gebildet wurden, durch welche teilweise die Wundflächen verschoben wurden. Das Plerom blieb dabei einheitlich und wie Untersuchungen von späteren Stadien lehrten, schloß es sich an den verwundeten Stellen. Durch die Einschnitte wurde in erster Reihe die Rinde vermehrt, das Plerom behielt seine

ursprüngliche Größe, doch zeigte es sich öfters noch sieben Tage nach der Verwundung am Querschnitt unregelmäßig, meist biskuitförmig.

Da diejenigen Fälle, wo die Wurzeln durch tiefere Längseinschnitte verwundet wurden, ein besonderes Interesse hatten, so wurden sie noch sieben Tage nach der Verwundung untersucht. Wie schon hervorgehoben, muß der Einschnitt tiefer als zur Mitte des Pleroms eindringen, wenn eine Teilung des Pleroms erscheinen soll. Dies geschieht dadurch, daß sich gegenüber der Wunde im Plerom sowie im Perikambium parenchymatische Zellen bilden, welche den ursprünglichen Charakter verlieren, sich reichlich teilen und so die Elemente des Pleroms, welche ihren ursprünglichen Charakter behalten haben, in zwei Partieen trennen, welche sich dann beide gegen die erwähnten parenchymatischen Zellen abgrenzen. Diese werden zu Rindenzellen und bilden ein Verbindungsstück zwischen den beiden Pleromzylindern und der dieselben umgebenden Rinde. Der Einschnitt bleibt als eine Rinne gut erhalten. Zuweilen wird das Plerom in zwei ungleich große Partieen geteilt (Fig. 140), was dann geschieht, wenn der Einschnitt nicht streng radial geführt wurde.

Beide Wurzelhälften, die natürlich durch Rindenschichten verbunden bleiben, besitzen auch ihren eigenen Vegetationspunkt; dieser wird nur dann gebildet, wenn der Einschnitt tiefer als zur Mitte

Fig. 140. Fig. 141.

Querschnitte durch Wurzeln von *Vicia faba*, welche durch einen (140) oder zwei Längseinschnitte verwundet wurden, 7 Tage nach der Verwundung.

des Transversalmeristems eingedrungen ist. Auch hier ist zu beobachten, daß einem schwächeren Plerom ein schwächeres Transversalmeristem angehört (Fig. 140) und die das schwächere Plerom und Transversalmeristem enthaltende Spitze bleibt auch in ihrem Wachstum zurück, sie stellt es später meist überhaupt ein.

Im Prinzip weisen dieselben Verhältnisse Wurzeln auf, welche durch zwei Einschnitte, deren jeder wenigstens in ein Drittel des

Pleroms eingedrungen ist, verwundet wurden. Fig. 141 stellt eine Wurzel dar, welche sehr symmetrisch geteilt ist, sie enthält zwei Pleromzylinder, zwei Transversalmeristeme, die jedoch durch ihre lateralen Produkte verbunden sind, nur die Spitzen der beiden Hauben sind frei. Die ursprünglichen Einschnitte sind noch an zwei seichten Rinnen zu erkennen. In den älteren Teilen dieser Wurzeln sind die beiden Plerompartieen, ebenso wie in den vorgehenden Fällen, nicht geschlossen.

Da war noch die Frage zu beantworten, wie sich die Verhältnisse gestalten würden, wenn die Wurzeln durch Längseinschnitte in ihrem meristematischen Teile versehen wären, ohne daß das Transversalmeristem verwundet wäre. Die Längsschnitte wurden in Versuchen, die in dieser Beziehung angestellt wurden, so geführt, daß sie dicht hinter dem Transversalmeristem (ohne dasselbe zu verletzen) einsetzten und verschieden tief in das Plerom eindrangen. Die verwundeten Teile der Wurzel wiesen im ganzen dieselben Vorgänge auf, wie wir sie in den oben angeführten Versuchen kennen gelernt haben, wo der Längseinschnitt auch das Transversalmeristem und die Wurzelhaube traf. Dagegen haben diese Vorgänge auf das Transversalmeristem keinen Einfluß ausgeübt, insbesondere hatte eine Teilung des Pleroms in zwei Teile keine analoge Teilung des Transversalmeristems zur Folge.

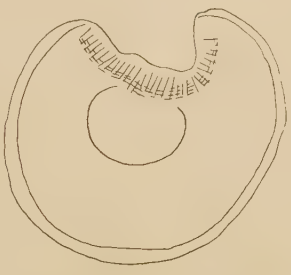


Fig. 142.

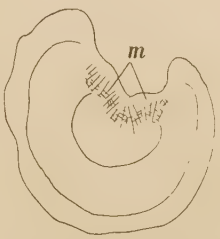


Fig. 142a.

Querschnitte durch Wurzeln, welche durch einen oberhalb des Transversalmeristems einsetzenden Längseinschnitt verwundet wurden, 40 Stunden nach der Verwundung.

Die angeschnittenen Wurzeln wurden 40, 69 und 84 Stunden nach der Verwundung fixiert und nachher untersucht. 40 Stunden nach der Verwundung ist im Transversalmeristem sowie in der Wurzelhaube keine Veränderung festzustellen. In den Statocyten sind in dem Fall, wo sich die Wurzelspitze nicht in ihrer Ruhelage befindet, starke Plasmaansammlungen zu sehen. Der Einschnitt ist in Form einer längsverlaufenden Rinne noch deutlich zu erkennen (Fig. 142*a*). Es hat sich jedoch im Plerom sowie in den innersten Rindenschichten ein Meristem differenziert, welches senkrecht zur Wundfläche Zellreihen bildet, wodurch die Wundfläche vorgeschoben wird. Wenn der Einschnitt nur so tief geführt

wird, daß eben das Perikambium durchschnitten wurde, so wird ebenfalls ein Meristem entwickelt, welches gegen die Wundflächen Zellreihen bildet (Fig. 142) und in diesem Falle erstreckt es sich viel weiter in den Periblemschichten, als wenn der Einschnitt tiefer ins Plerom eingedrungen ist.

69 Stunden nach der Verwundung sind die Wurzeln in ihren jüngsten Teilen eigentlich schon geheilt. Das Plerom ist geschlossen (Fig. 143), eine neue Rinde ist an Stelle des Einschnittes entstanden, deren Anordnung noch deutlich auf ihre Entstehung hinweist. Sie besteht nämlich aus parallelen, auf die jetzt fast ebene Wundfläche senkrecht verlaufenden Zellreihen. In den älteren Teilen der Wurzel ist das Plerom noch offen (Fig. 144), doch ist auch hier an den fast in eine Ebene ausgebreiteten Wundflächen durch die Tätigkeit eines unter denselben entstandenen Meristems eine neue Rinde gebildet (*R*). In diesem Meristem gibt es nur sehr spärliche radial gestellte Teilungsfiguren, viel mehr Figuren sind longitudinal gerichtet, so daß man schließen kann, daß die Seitenregeneration schon eingestellt wird. Eine neue Epidermis ist an der Wundfläche fast schon vollkommen differenziert.

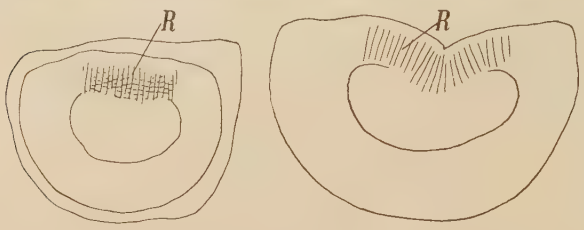


Fig. 143. Fig. 144.
Querschnitte durch Wurzeln, welche durch einen oberhalb des Transversalmeristems einsetzenden Längseinschnitt verwundet wurden, 69 Stunden nach der Verwundung.

84 Stunden nach der Verwundung erscheinen die Wurzeln in ihren jüngsten Teilen (bis etwa 0,5 mm hinter das Transversalmeristem) am Querschnitte normal kreisförmig, hierauf folgt eine Zone, wo die Folgen des Längseinschnittes nur an der schwächeren Ausbildung der Rinde an einer Seite (Fig. 145 *a*) zu erkennen sind. An dieser Seite ist auch eine neue typische Epidermis ausgebildet, so daß die Wundheilung eine vollkommene ist. Nähert man sich der Streckungszone oder schon der nicht mehr wachsenden Zone, so wird die schwächere Entwicklung der Rinde an einer Seite der Wurzel auffallender, schließlich erscheint das Plerom nicht mehr geschlossen, sondern bloß mit eingebogenen Rändern (Fig. 145 *b*).

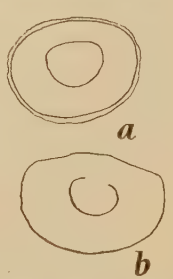


Fig. 145. — Querschnitt durch ähnliche Wurzeln wie in Fig. 144, $3^1/_2$ Tag nach der Verwundung.

Vergleicht man die Figuren 143, 144 mit Figuren von Querschnitten durch längsgespaltene und regenerierende Wurzeln, so wird man finden, daß beide eigentlich identisch sind. Hier wie dort erscheint eine neue Rinde und Epidermis durch die Tätigkeit von Zellen, die unter der Wundfläche ein Ergänzungsmeristem bilden, das Plerom wird in den jüngeren Teilen des Wurzelkörpers geschlossen, da ein neues Perikambium sowie eine neue Epidermis gebildet wird. In den älteren Teilen bleibt es offen. Und doch wurde bei längsgespaltenen Wurzeln eigentlich jeder Hälfte die andere genommen, bei eingeschnittenen Wurzeln wurde eigentlich der Wurzel nichts genommen. Man könnte meinen, daß es sich eigentlich bei Wurzeln, welche nur durch einen Längseinschnitt versehen wurden, um eine Wundheilung handelt. Aber es wird hier die durch den Einschnitt entstandene Rinne nicht einfach durch etwa einen Callus ausgefüllt, sondern es werden durch den Einschnitt genau dieselben Prozesse wie durch eine Längsspaltung hervorgerufen. Man muß also diese Prozesse auch gleich bezeichnen, was vielleicht durch das Wort Seitenregeneration am besten geschehen kann. Dann muß angenommen werden, daß die Seitenregeneration in den jüngsten Teilen der Wurzelspitze, also im Bereiche des Transversalmeristems und dicht hinter demselben, wo das Plerom noch nicht scharf differenziert ist, durch die Verwundung überhaupt ausgelöst wird; in den Teilen, wo das Plerom durch das Perikambium von der Rinde abgegrenzt ist, geschieht dies nur durch die Verwundung des Perikambiums. Man kann allerdings zu dieser Art der Regeneration auch die Bildung des keilförmigen Gebildes rechnen, welche, wie bei der Besprechung der Folgen von Quereinschnitten dargelegt wurde, die Heilung der nicht tief genug geführten Einschnitte bewirkt, aber ebenfalls nur nach dem Anschneiden des Perikambiums erscheint.

Wenn ein Längseinschnitt, der hinter dem Transversalmeristem beginnt, so daß dieses nicht verwundet wird, so tief geführt wird, daß er bis zum Perikambium der entgegengesetzten Seite eindringt, so werden Vorgänge ausgelöst, welche zur Bildung von zwei getrennten Zentralzylindern führen. In den jüngeren Teilen des Einschnittes findet man dann ähnliche Verhältnisse, wie sie z. B. in Fig. 138 dargestellt sind. Aber dennoch bleibt der Vegetationspunkt einheitlich, er teilt sich unter dem Einfluß des gespaltenen Pleroms nicht. Die Verhältnisse des Pleroms wirken daher auf den Vegetationspunkt, soweit er unversehrt blieb, nicht ein. Anders

könnte es sein, wenn man eine Wurzel dekapitieren und hierauf durch einen Längseinschnitt versehen würde, durch den die Wundfläche teilweise durchschnitten wäre. Ich habe gefunden, daß dann, wenn der Einschnitt tiefer als zur Mitte des Pleroms eingedrungen ist und wenn er sich bis zum Perikambium der entgegengesetzten Seite genähert hat, zwei neue Vegetationspunkte gebildet werden und die Wurzel wie gegabelt weiter wächst.

40 Stunden nach der Verwundung beginnt sich an der Dekapitationswundfläche eine provisorische Wurzelhaube zu bilden, an den Wundflächen des Längseinschnittes ist die Bildung eines Meristems, das zur Seitenregeneration führt, zu beobachten. Gegenüber dem Ende des Längseinschnittes ist die Abgrenzung des Pleroms gegen die Rinde undeutlich geworden. Wenn der Einschnitt nicht radiär geführt wurde, sondern tangential, so erscheint der Seitenlappen schon 40 Stunden nach der Verwundung ziemlich plasmaarm, auch ist der an ihm entstehende Callus (= prov. Haube) geringer entwickelt als an den übrigen Teilen der Dekapitationswundfläche.

84 Stunden nach der Verwundung besitzen die meisten Wurzeln schon zwei deutlich ausgebildete und gesonderte Spitzen. Häufig ist eine Spitze etwas größer als die andere, verfolgt man die Querschnitte einer solchen Wurzel an einer Mikrotomserie, so findet man, daß zu der größeren Spitze auch die größere Hälfte des Pleroms gehört. Die beiden Spitzen sind auf eine kurze Strecke hin schon ganz von einander getrennt, hierauf erscheinen sie jedoch durch einen Rindenstreifen verbunden. Das Plerom ist hier in zwei geschlossene Partieen geteilt, doch läßt sich noch deutlich die neu entstandene Abgrenzung desselben feststellen. Gegen die Wundflächen des Einschnittes ist eine neue Rinde und Epidermis gebildet worden. Wie schon hervorgehoben, läßt sich die Teilung des Pleroms dadurch erklären, daß seine Zellen sowie das Perikambium gegenüber dem Ende des Einschnittes zunächst parenchymatisch geworden sind und sich hierauf teilten, wodurch die beiden Hälften des Pleroms, welche ihren ursprünglichen Charakter behielten, durch ein Gewebe getrennt werden, das die Eigenschaften der Rinde annimmt. In der Tat ist es auf dieselbe Weise entstanden, wie die neue Rinde an den Wundflächen des Längseinschnittes.

Aber nicht alle Zellen des Pleroms, die gegenüber dem Ende des Einschnittes liegen, können in dieser Weise den Charakter

der Periblemelemente annehmen. Man trifft nämlich zuweilen zwischen den beiden Plerompartieen in der Rinde kleine Gruppen von langen, englumigen Zellen, wie man sie sonst nur im Leptom des Pleroms trifft (Fig. 146 *L*). Ich meine, daß es Zellen sind, die ursprünglich dem Plerom angehörten und schon zu speziell differenziert waren, als an den durch den Längseinschnitt ausgelösten Regenerationsvorgängen teilnehmen zu können. Sie verschwinden gegen die Spitze hin, verfolgt man sie gegen die Basis der Wurzel, so findet man sie entweder ebenfalls blind endigen, oder sie treten in das Plerom ein.

Ich muß ausdrücklich bemerken, daß es mir in keinem einzigen Fall gelungen ist, ein Verwachsen der durch den Einschnitt gebildeten Wundflächen oder des an der Dekapitationsfläche entstandenen Regenerates zu beobachten. Daß dekapitierte und durch einen Längsschnitt versehene Wurzeln, deren Plerom sich in zwei Partien teilt, auch zwei neue Spitzen an der Regenerationswundfläche regenerieren, ist nach dem, was über die Bildung des Transversalmeristems gesagt wurde, leicht begreiflich. Denn dieses bildet sich ausschließlich oder im größten Teile aus Pleromelementen, es entsteht daher im Bereiche beider Plerompartien je ein neues Transversalmeristem und daher auch zwei neue Wurzelspitzen.

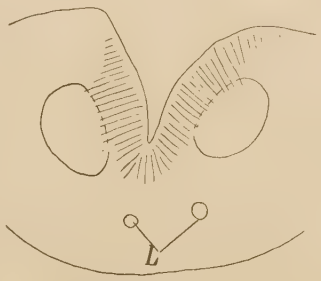


Fig. 146. — Querschnitt durch eine dekapitierte und durch einen Längseinschnitt versehene Wurzel, 68 Stunden nach der Verwundung.

Überhaupt haben wir in den bisherigen Versuchen nur in wenigen Fällen und in sehr beschränktem Maße vor sich gehende nachträgliche spontane Verwachsungen von getrennten, z. B. durchschnittenen Teilen feststellen können. Besonders interessant wäre es, wenn es gelänge, angeschnittene Wurzeln zum Verwachsen der Wundflächen zu bringen. Ich habe durch Quereinschnitte verwundete Wurzeln in Glasröhrchen wachsen lassen, wo sich die alte Spitze nicht krümmen konnte. Auch hier trat kein Verwachsen der Wundflächen ein. Dasselbe war, wie wir noch sehen werden, auch bei eingegypsten angeschnittenen Wurzeln nicht der Fall. Es wäre möglich, daß überhaupt bei *Vicia faba* die Verwachsung von getrennten meristematischen Teilen schwierig geschieht, ich habe daher an *Vicia faba* Simons (I, p. 118) Versuche mit Glasfäden wiederholt. Es wurden 1—1,5 cm lange Keimwurzeln von

Vicia faba dekapitiert und hierauf in das freiliegende Plerom ein 3—4 mm langer Glasfaden gestoßen, so daß er noch etwa 0,5 mm aus dem Wurzelstumpfe hervorragte. Die Wurzeln wurden hierauf sorgfältig in Sägespäne eingepflanzt. Nach vier Tagen waren die Wurzeln 3,4—5 cm, im Durchschnitt 4,2 cm lang. Einige waren von kreisförmigem Querschnitt, doch war ihr Ende nicht zugespitzt, sondern es war wie abgestutzt und es befand sich da eine kleine Vertiefung, welche in einen Kanal führte, in dem sich 0,5—0,8 cm vom Ende der Wurzel entfernt der Glasfaden befand. Bei den anderen Wurzeln zeigte die Spitze eine seitliche Rinne, welche sich 0,5—0,7 cm nach hinten zog und schließlich in einen den Glasfaden enthaltenden Kanal führte.

In keinem Falle ist eine Verwachsung des sich um den Glasfaden herum bildenden Ringwulstes eingetreten. Die mikroskopische Untersuchung belehrte mich, daß die an einer Seite rinnenartig ausgehöhlten Wurzeln jene sind, bei welchen der Glasfaden nicht zentral ins Plerom, sondern exzentrisch an der Grenze zwischen der Rinde und dem Plerom eingestoßen wurde, so daß das Perikambium an einer Seite in einer bestimmten Ausdehnung vernichtet wurde. An dieser Seite blieb die Regeneration aus, die Rinde blieb im Wachstum stark zurück. An der Dekapitationswundfläche entstand ein bogenförmiger Wall (im Bereiche des unversehrten Perikambiums), welcher rinnenartig weiter wuchs. An Querschnitten wurden hier ähnliche Verhältnisse getroffen, wie an dekapitierten und durch einen nicht zu tief geführten Längseinschnitt versehenen Wurzeln. Es differenzierte sich jedoch später an solchen Wurzeln eine Wurzelspitze von kreisförmigem Querschnitt, da sich das Wachstum und die Teilungstätigkeit immer mehr auf eine, meist der nicht regenerierenden Seite gegenüberliegende Partie der rinnenförmig ausgehöhlten Wurzelspitze beschränkte. In Fig. 148 ist ein Längsschnitt durch eine solche Wurzel, die vier Tage nach der Verwundung fixiert wurde, dargestellt. Auffallend ist der Umstand, daß an der Innenfläche der Wurzelspitze noch keine neue Abgrenzung des Pleroms stattgefunden hat, auch wurde hier keine neue Rinde gebildet, wie überhaupt die Seitengeneration, welche doch durch die Stichwunde ausgelöst werden sollte, hier schwach zu Tage tritt. Im ganzen wuchsen diese Wurzeln langsamer, als jene, in deren Plerom ungefähr zentral der Glasfaden eingestoßen wurde. Es bildete sich da ringsherum um den Glasfaden ein Ringwall, der eine Wurzelhaube mit einem ringsherum sich ziehenden,

einheitlichen Statocytenkomplex entwickelte, an der Grenze zwischen dieser und dem Wurzelmeristem differenzierte sich ein Transversalmeristem. Wurde die Glasnadel wirklich zentral ins Plerom eingestochen, so wuchs der Ringwall in seinem ganzen Umfang gleich stark, es blieb jedoch der durch den Glasfaden gebildete Kanal deutlich erhalten. Wenn die Stichwunde nur ein wenig exzentrisch, immer jedoch noch im Plerom geführt wurde, so blieb der Ringwall an der Seite, wo demselben weniger Pleromelemente anlagen, ein wenig im Wachstum zurück (Fig. 147). Die Seitenregeneration war in diesen Fällen überhaupt besser bemerkbar, doch war auch hier das Plerom an der Wundfläche nicht abgegrenzt, d. h. durch ein Perikambium versehen. Da solche mit einem Innenkanälchen versehene Wurzelspitzen sogar 1 cm lang waren und keine Verwachsung stattgefunden hat, und da man nach der Richtung der Teilungsfiguren schließen konnte, daß die Seitenregeneration vier Tage nach der Verwundung schon für abgeschlossen gelten kann, so meine ich, daß auch im weiteren Entwicklungsgange der Wurzel keine Verwachsung des Ringwalles zu erwarten ist. Man beobachtet an den meisten Wurzeln, daß an einer Seite der Ringwall schwächer wächst und auch eine schwächere Seitenregeneration aufweist, auch wenn keine auffallende exzentrische Lage der Stichwunde zu bemerken ist. Ich meine daher, daß es allmählich in derselben Weise zur Bildung einer normalen Spitze kommen könnte, wie bei stark exzentrisch angestochenen Wurzeln. Der Ringwall könnte an einer Stelle stärker wachsen und seine übrigen Teile könnten ihr Weiterwachstum allmählich aufgeben. Der stark wachsende Teil könnte dann, da an ihm auch die Seitenregeneration am stärksten (Fig. 147) vor sich gegangen ist, die Struktur einer normalen Wurzelspitze annehmen. Es sei noch hervorgehoben, daß auch Wurzeln, welche einen ringförmigen Statocytenkomplex besitzen, orthotrop bleiben und positiv geotropisch reagieren.

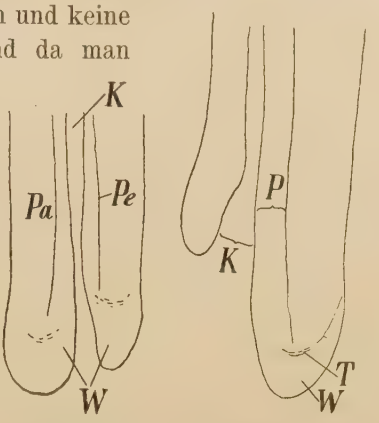


Fig. 147. Fig. 148.
Längsschnitte durch dekapitierte und mit einer eingestoßenen Glasnadel versehene Wurzeln von *Vicia faba*, 4 Tage nach der Verwundung.

Nicht unerwähnt dürfen zum Schluß die Ergebnisse bleiben, zu welchen ich auf Grund von Ringelversuchen gekommen bin.

Diese Versuche haben auch deshalb ein Interesse, weil sie mehrfach schon in der Kontroverse über die Perzeption des Schwerkraftreizes in den Wurzeln das Wort geredet haben.

Mir kam es darauf an, womöglich zweierlei Ringelversuche anzustellen: Erstens solche, wo der Ringelschnitt bis etwa zu der Endodermis geführt wäre, so daß das Perikambium intakt bliebe. Zweitens, wo auch das Perikambium ringsherum verwundet wäre. Ganz genau dies zu erreichen, ist wohl schwer möglich, weil es schwer möglich ist, ringsherum den Einschnitt gleich tief zu führen, da die Keimwurzel besonders in ihrem jüngeren Stadium nicht genau radiär gebaut ist.

Bei Wurzeln, welche durch einen Ringelschnitt verwundet wurden, der nur die Rinde durchdrungen hat, wird keine Neubildung der Spitze ausgelöst. Die Wunde wird beim Weiterwachsen der Wurzel stark in die Länge gezogen und teilweise auch geheilt, da an Stellen, wo der Einschnitt bis zu dem Perikambium reicht, in diesem oder auch in den innersten Rindenschichten Zellteilungen ausgelöst werden, welche zur Entstehung eines keilförmigen Gebildes führen. Und dieses führt eine teilweise Wundheilung herbei.

Ganz anders verhält sich die Sache, wenn das Perikambium ringsherum durchschnitten wird.[1]) An der oberen Wundfläche bildet sich dann eine Callushypertrophie, in welcher sich schon 44 Stunden nach der Verwundung Stärkekörner ablagern. Diese verbreitet sich jedoch auch ins Plerom, wo interkalar ebenso eine Callushypertrophie entsteht, ähnlich wie wir das in Versuchen gesehen haben, wo die Wurzel durch zwei in gleicher Höhe genügend tief von entgegengesetzten Seiten geführte Einschnitte verwundet wurde. Diese Callushypertrophie führt zur Bildung einer einheitlichen provisorischen Wurzelhaube. An der Grenze zwischen dieser und dem Wurzelmeristem differenziert sich ähnlich wie in einer dekapitierten Wurzel ein neues Transversalmeristem. Das gilt aber nur für den Fall, wo der Ringeleinschnitt ringsherum ungefähr gleichmäßig tief geführt wurde. Dringt er an einer oder zwei Stellen tiefer ein, so kann die Regeneration eben auf diese Stellen beschränkt bleiben, es entwickelt sich dann eine neue Spitze (sehr selten sind es zwei Spitzen) etwa so, wie wenn die Wurzel durch einen Quereinschnitt verwundet wird. Die ursprüngliche Wurzelspitze krümmt sich dann einfach zur Seite und stellt ihr Weiterwachstum ein.

[1]) Natürlich muß der Ringelschnitt in der regenerationsfähigen Zone, am besten dicht hinter dem Transversalmeristem geführt werden.

Wir sehen wiederum, daß dem Perikambium eine besonders große Bedeutung für die Auslösung der Regeneration zukommt. Allerdings muß zugestanden werden, daß es kaum möglich ist, den Ringelschnitt so zu führen, daß vom Plerom eben nur die Perikambialschicht durchschnitten wäre. Einmal dringt der Schnitt tiefer, das andere Mal erreicht er diese Schicht nicht. Ich kann daher nicht sagen, daß es zur Auslösung der Regeneration genügt, bloß das Perikambium zu durchschneiden. Es wäre möglich, daß dazu weder das Durchschneiden der Plerомelemente selbst, noch jenes der Perikambialreihen genügt, daß das Durchschneiden des Perikambiums zwar auslösend wirkt, dasjenige der Plerомelemente jedoch tonisch mitwirken muß.

Während sich an ringsherum durchschnittenen Wurzeln oberhalb des Ringelschnittes eine neue Haube differenziert, verschwindet in der ursprünglichen Spitze die Statolithenstärke und es werden in derselben auch die Teilungen eingestellt. Die Spitze wird schließlich abgestoßen.

Nun erscheint das Resultat der von Brunchhorst (I) und Czapek (III) an geringelten Wurzeln angestellten geotropischen Versuche gut verständlich. Durch den Ringelschnitt wird, wenn der Schnitt bis ins Plerom geführt wurde, eine Callushypertrophie hervorgerufen, welche die normale Verbindung zwischen der ursprünglichen Wurzelspitze und der motorischen Zone unterbricht, die Wurzel erreicht ihren normalen Zustand erst nach erfolgter Neubildung der Wurzelspitze eventuell des Statocytenkomplexes oberhalb des Ringelschnittes.

V. Über Wundheilung und Wachstumserscheinungen an dekapitierten Farnwurzeln.

Schon Prantl (I) hat Versuche angestellt, um zu ermitteln, ob Wurzeln der Gefäßkryptogamen, welche durch das Vorhandensein einer Scheitelzelle gekennzeichnet sind, die Wurzelspitze zu regenerieren vermögen, leider konnte er jedoch zu keinem Resultate gelangen (pag. 559 l. c.), da die von ihm untersuchten Wurzeln (von *Equisetum, Marsilia* und *Asplenium*) jedesmal, nachdem die Scheitelzelle hinweggenommen war, abstarben, ohne daß auch nur die bereits angelegten Zellen ihre normale Ausbildung erreicht

hätten. Gerade aus dem letzten Grunde aber darf deshalb die Regenerationsfähigkeit noch nicht als unmöglich betrachtet werden. Auch Simon (I) berichtet, es sei ihm, wie früher schon Prantl, nicht möglich gewesen, eine Regeneration der Wurzeln von Gefäßkryptogamen mit dreiseitiger Scheitelzelle zu erzielen. Er bemerkt weiter: „Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob das Ausbleiben der Regeneration von der mangelnden Widerstandsfähigkeit der Wurzeln oder wirklich von dem Nichtvorhandensein der Regenerationsfähigkeit abhing."

Ich habe schon vor längerer Zeit, als ich die Fortpflanzung des Wundreizes in Wurzeln studierte, einige Beobachtungen gemacht, welche auf eine Regenerationsunfähigkeit der Wurzelspitzen bei einigen Formen hinwiesen und habe dieselben 1903 sowie im Frühjahre 1904 wiederholt. Obzwar niemals eine vollständige Regeneration auftrat, ließen sich dennoch an den Wurzeln einiger Farne sehr deutliche Vorgänge beobachten, die als Ersatzreaktionen zu deuten sind und welche eben im Vergleiche mit dem Verhalten der Angiospermenwurzeln einiges Interesse haben. Dieselben können auch auf die Bedeutung der Scheitelzelle Licht werfen.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir die ziemlich dicken Adventivwurzeln, welche im Frühjahr an den im Warmhause unseres botanischen Gartens kultivierten Exemplaren von *Asplenium decussatum, Diplazium pubescens, Pteris arguta* und *Blechnum brasiliense* erscheinen. Die Wurzeln sind bis 1,9 mm dick und wachsen kräftig abwärts. Ihre meristematische Spitze, sowie der größere Teil der Streckungszone sind grünlich oder grün-gelblich. Mit Hilfe eines Rasiermessers wurde den Wurzeln ihre Spitze abgeschnitten und dieselbe dann untersucht, ob sie tatsächlich die Terminalzelle enthält. Als gelungen wurden jene Versuche betrachtet, wo der Schnitt dicht hinter der Terminalzelle geführt wurde, als nicht entscheidend jedoch betrachte ich Versuche, wo der Schnitt die Wurzel in Teilen traf, wo die Zellschichten schon gerade, parallel mit der Längsachse der Wurzel verlaufen, oder vor der Terminalzelle geführt wurde, so daß die Wurzel bloß ihre Haube verlor. Nach der Verwundung wurde der Farnstamm mit feuchtem Fließpapier umwickelt, um die Wundfläche der Wurzeln vor allzu großem Wasserverlust zu schützen.

Für die ersten Stadien, die auf die Dekapitation folgen, steht mir besonders von *Diplazium pubescens* ein größeres Beobachtungsmaterial zur Verfügung, daher ich zunächst Verhältnisse beschreiben

will, welche die Wurzeln dieser Farnart (die verwundeten Wurzeln waren 1,5—1,87 mm dick) aufweisen.

Schon fünf Tage nach der Dekapitierung erschien die ursprünglich ebene Wundfläche wieder fast halbkugelig. An medianen Längsschnitten sieht man, daß diese Auswölbung der Wundfläche durch ein ungleichmäßiges Wachstum der Zellenzüge verursacht wird. Es wächst nämlich das Plerom (d. h. die Anlage des Zentralzylinders) stark hervor, ein wenig schwächer verlängern sich die inneren Rindenschichten, noch schwächer die äußerste Rinde. Den geringsten Zuwachs weist die Epidermis auf, sie bleibt daher beträchtlich hinter den inneren Zellschichten zurück. Ganz regelmäßig erscheint der Abfall der Wachstumsintensität vom Zentralzylinder gegen die Epidermis, wogegen im Zentralzylinder selbst Unregelmäßigkeiten nicht selten zu beobachten sind. Dieselben werden dadurch bedingt, daß die langgestreckten Zellen, welche Gefäßanlagen vorstellen, wenn sie vom Schnitt getroffen werden, absterben, wodurch gewissermaßen eine ins Plerom ziemlich tiefgehende Wunde entsteht. Die Lücke, welche dadurch im Zellverbande entsteht, wird zwar bald von den Nachbarzellen ausgefüllt, immer bleibt jedoch diese Stelle im Zuwachs hinter den übrigen Teilen der Wundfläche zurück.

An Medianschnitten läßt sich auch gut der Verlauf der Zell-

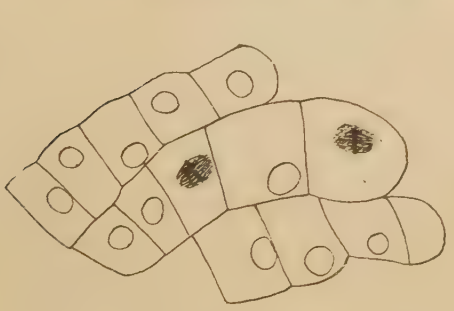


Fig. 149.

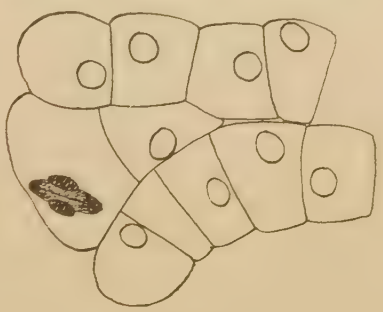


Fig. 150.

Callusbildung an dekapitierten Wurzeln von *Diplazium pubescens*.

reihen verfolgen. Bloß die zentralen Reihen verlaufen gerade, und auch diese nicht immer, besonders wenn in der Nähe eine durch Absterben einer Gefäßzelle entstandene größere Lücke auszufüllen war. Die übrigen Reihen, besonders diejenigen der Rinde, sind stark nach außen gekrümmt (Fig. 149, 150), die Krümmung nimmt jedoch allmählich gegen die Epidermis zu ab. Auch die Epidermis-

zellen sind nach außen konkav gekrümmt, allerdings bezieht sich diese Krümmung bloß etwa auf drei bis vier Zellen (von der Wundfläche gezählt). Diese Krümmung der Zellschichten nach außen hat zur Folge, daß das Ende der dekapitierten Wurzeln nicht selten ein wenig angeschwollen erscheint. Je näher an der Terminalzelle der Schnitt geführt wurde, desto auffallender ist diese Verbreitung der Wurzel. Denn dann ist die Epidermis (wenn man ihren Verlauf von den älteren Partieen gegen die jüngeren hin verfolgt) zunächst nach innen gekrümmt, vor der Wundfläche krümmt sie sich wieder nach außen. Auch der Zentralzylinder verbreitet sich allmählich vor der Wundfläche, besonders seine äußeren Zellschichten sind bedeutend nach außen gekrümmt. Es ist möglich, daß diese Krümmungen dadurch bedingt werden, daß die Längswände einzelner Zellen gleichmäßig wachsen, die äußeren werden jedoch durch den Zusammenhang mit der schwächer wachsenden äußeren Zelle in ihrer Verlängerung gehemmt, so daß eine Krümmung nach außen erfolgt. Würde die Wachstumsintensität gleichmäßig vom Zentrum gegen die Peripherie auch an Zellwänden jeder einzelnen Zelle abnehmen, so könnte es kaum zu solchen Krümmungen kommen.

Auch die Breite der Zellen einzelner Reihen nimmt gegen die Wundfläche allmählich zu, die Wundfläche wird ja bei der Hervorwölbung beträchtlich größer. In diesem Stadium (5 Tage nach der Verwundung) gibt es in der Wurzelspitze zahlreiche Kern- und Zellteilungsfiguren. Der meristematische Teil der Wurzel (d. h. jener Teil, in welchem Teilungen vor sich gehen) erscheint jedoch im Vergleiche mit normalen, intakten Wurzelspitzen beträchtlich verkürzt. Die nachfolgende Tabelle gibt die Entfernungen der letzten (von der Spitze entferntesten) an Medianschnitten beobachteten Teilungsfiguren, einerseits von der Terminalzelle (intakte Wurzelspitze), andererseits von der Wundfläche (dekapitierte Wurzel) in mm an. Es wurden je fünf Medianschnitte durchmustert.

	Epidermis	Äußere Rinde	Innere Rinde	Endodermis	Perikambium
Intakte Wurzelspitze	1,43	1,32	0,75	1,54	1,98
	1,21	1,2	1,32	1,3	1,99
	1,21	1,01	1,12	1,21	1,43
	1,1	0,99	1,54	1,32	1,65
	1,2	1,23	1,3	1,32	1,6

	Epidermis	Äußere Rinde	Innere Rinde	Endodermis	Perikambium
Dekapitierte Wurzel	0,8	0,66	0,6	0,79	1,2
	—	0,7	0,55	0,66	0,55
	—	0,5	0,7	0,6	0,64
	—	0,54	0,78	0,5	0,7
	—	0,3	0,77	0,45	0,4

Wie man sieht, sind auf Längsschnitten durch intakte Wurzelspitzen die Teilungsfiguren auf eine weit größere Entfernung von der Terminalzelle verteilt als in einer dekapitierten Wurzel. In der dekapitierten Wurzel, auf welche sich die in der Tabelle zusammengestellten Zahlen beziehen, war besonders die fast völlige Abwesenheit der Teilungen in der Epidermis auffallend. Und dabei ist zu bemerken, daß sich die Angaben auf eine dicht hinter der Terminalzelle dekapitierte Wurzel beziehen. Wird der Schnitt in größerer Entfernung von der Scheitelzelle geführt, so findet man etwa 0,5 mm von der Spitze entfernt kaum eine Teilungsfigur mehr, so daß hier die meisten Teilungen in der durch die Abrundung der Wundfläche entstandenen 0,5—0,6 mm hohen Kuppe vor sich gehen. Überhaupt teilen sich in diesem Stadium die Zellen in der Nähe der Wundfläche sehr reichlich. Ja es sind in zahlreichen der Wundfläche direkt anliegenden intakt gebliebenen Zellen Kern- und Zellteilungen zu beobachten (Fig. 149, 150).

In allen Versuchen handelte es sich um karyokinetische Kernteilungen, an welchen keine Abnormitäten zu beobachten waren. Auch war immer jede Kernteilung von einer Zellteilung begleitet, so daß nie zwei- oder mehrkernige Zellen vorkommen.

Schon in diesem Stadium bemerkt man, daß sich einige der Wundfläche anliegende Zellen vergrößern, so daß sie zuweilen ein blasenförmiges Aussehen haben. Sie enthalten relativ wenig Plasma und zeigen selten Kernteilungen. Dies ist der Anfang der Callushypertrophiebildung.

Ähnlich wie bei *Diplazium pubescens* verhalten sich auch dekapitierte Wurzeln von *Asplenium decussatum*. Auch *Pteris arguta* weist im ganzen ähnliche Verhältnisse auf. Da sich hier jedoch schon ganz nahe hinter der Terminalzelle die Gefäßanlagen im Plerom beträchtlich verlängern und beim Abschneiden der Spitze getötet werden, so entstehen ziemlich tief in den Wurzelkörper reichende Wunden (Fig. 151), welche eine bedeutende Unregelmäßigkeit bei der Abrundung der Wundfläche verursachen. Diese

wird noch dadurch vergrößert, daß die Zellen der inneren Rinde auffallend stark wachsen, so daß sie noch das Plerom übereilen. Die Callushypertrophie war hier noch nicht völlig differenziert, in der Spitze der dekapitierten Wurzel gab es zahlreiche Teilungsfiguren. Die Zellen waren sehr plasmareich. Die Teilungen gingen ganz normal vor sich.

Für gewöhnlich beteiligt sich auch bei *Pteris arguta* die Epidermis nicht an der durch die Verwundung angeregten Zellteilung. Wenn jedoch beim Schneiden einige Zellen der äußersten Rindenschicht getötet werden, so erscheinen in den Epidermiszellen, welche diesen abgestorbenen Rindenzellen anliegen, Teilungen und zwar stehen ausnahmslos die neu entstehenden Scheidewände tangential. Wogegen eine Verwundung durch einen Querschnitt keine besonderen Teilungen hervorruft, wird durch das Abtöten der äußersten Rindenzellen auch die Epidermis zu bestimmten Ersatzteilungen angeregt, welche mit den intakt gebliebenen Rindenzellen zum Ausfüllen der unter der Epidermis entstandenen Lücke führen (Fig. 152). Die erwähnten periklinalen Teilungen in den Epidermalzellen wurden durch den Wundreiz ausgelöst, es sind also nicht gewöhnliche Teilungen mit durch den Wundreiz bloß veränderter Richtung. Denn die Zellen, in denen sie vorkommen, sind nicht merklich länger als ebenso weit von der Wundfläche entfernte Epidermiszellen, die keine tangentiale Teilung erfahren haben. Zweitens ließen sich in anderen Epidermiszellen, die intakt gebliebenen Rindenzellen auflagen und etwa dieselbe Entfernung von der Wundfläche hatten, überhaupt keine, also weder tangentiale, noch Längsteilungen nachweisen. Die erwähnten Epidermalzellen haben sich nur einmal und zwar tangential seit der Verwundung geteilt. Sie

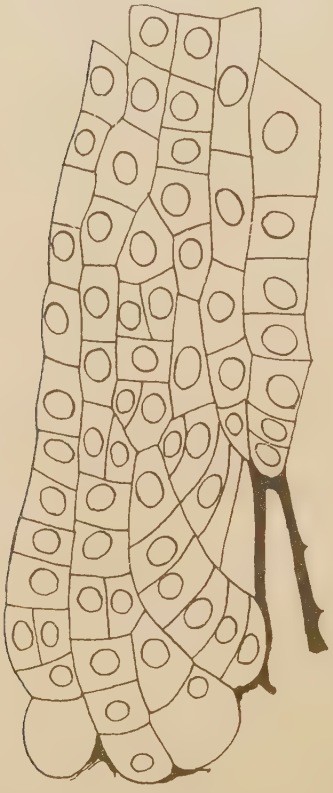


Fig. 151. — Callusbildung an einer dekapitierten Wurzel von *Pteris arguta*.

waren jedoch in der radialen Richtung bedeutend gestreckt. Ihr Durchmesser betrug in dieser Richtung 55—65 μ, wogegen derselbe bei ungeteilten Epidermalzellen nur 39—41 μ betrug.

Auch bei *Pteris arguta* erschienen schon in diesem Stadium einige der Wundfläche direkt anliegende Zellen bedeutend vergrößert, wie aufgeblasen und relativ plasmaarm. Auch hier setzt also zu dieser Zeit die Callusbildung ein.

Asplenium decussatum weist im ganzen dieselben Vorgänge nach der Dekapitation auf, wie die zwei oben angeführten Farne. Nur die Auswärtskrümmung einzelner Zellschichten während der Abrundung der Wundfläche ist hier viel weniger ausgeprägt und dieselbe erscheint, wenn der Schnitt etwa 0,5 mm (oder mehr) hinter der Scheitelzelle geführt wird, überhaupt nicht. Da mir von dieser Art für die weiteren Stadien ein weit größeres Beob-

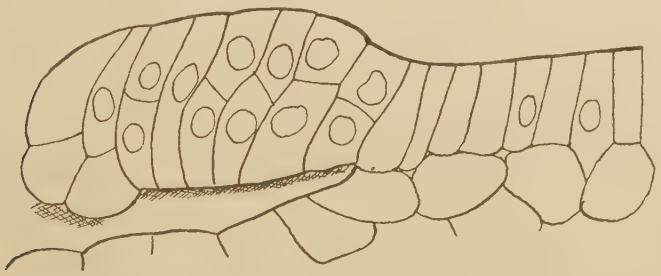


Fig. 152. — Perikline Teilungen in der Epidermis einer dekapitierten Wurzel von *Pteris arguta*.

achtungsmaterial zu Gebote steht als von den zwei anderen Farnen, so werde ich mich bei der Schilderung der weiteren Vorgänge, die an dekapitierten Wurzeln zu beobachten sind, vorwiegend an diese Art halten.

Neun Tage nach dem Abschneiden der Spitze besitzt die Wurzel scheinbar eine neue Spitze, ihr Ende ist nämlich zugespitzt und fast von derselben Form wie vor der Verwundung. Es handelt sich jedoch nicht um eine wirkliche Spitze, sondern bloß um jene Kuppe, welche durch das stärkere Wachstum der inneren Zellreihen entstanden ist. Sie ist jetzt 0,7—0,9 mm hoch und wenn der Schnitt wirklich quer geführt wurde, ganz regelmäßig. In derselben findet man zahlreiche Kern- und Zellteilungen, welche alle mitotisch und regelmäßig sind. In den äußersten an die Wundfläche angrenzenden Zellen gibt es keine Teilungen mehr, oder dieselben sind hier sehr selten. Die meisten Zellen dieser äußeren Schicht

sind relativ plasmaarm, einzelne sind auch beträchtlich herangewachsen, der größte Teil der Zellen ist jedoch nicht hypertrophisch.

Was die Wurzel in diesem Stadium besonders auszeichnet, das ist der Umstand, daß die Teilungen bloß in einer bestimmten Entfernung von der Wundfläche vor sich gehen. Die Zone ohne Teilungen ist zwar nicht scharf begrenzt, man sieht jedoch schon jetzt, daß die zwischen derselben und der Wundfläche vorhandenen Zellen eine Art Callus bilden, in welchem keine weiteren Veränderungen und Differenziationen stattfinden. Dieser Callus ist jetzt bloß 2—3 Zellschichten mächtig, wir werden sehen, daß er später beträchtlich mächtiger wird und ziemlich gut gegen die meristematische Zone des Wurzelkörpers sich absetzt. Ich habe, um von der Verteilung der Teilungen in der Wurzel ein anschauliches Bild zu bekommen, an sechs aufeinander folgenden, der Mediane nahe liegenden Längsschnitten die Entfernungen aller an den Schnitten vorkommenden Teilungsfiguren von der Wundfläche gemessen und lasse hier eine diesbezügliche Tabelle folgen, aus welcher gut zu sehen ist, daß die Teilungen am reichlichsten in einer bestimmten Zone vor sich gehen, die durch mehrere Zellschichten von der Wundfläche getrennt ist. Dieselbe ist im Plerom am mächtigsten entwickelt. In der Epidermis konnte ich keine Teilungen feststellen. Dagegen sind ihre Zellen in der Nähe der Wundfläche bedeutend verlängert.

Anzahl der Teilungsfiguren.

Entfernung von der Wundfläche	in der äußeren Rinde	in der inneren Rinde	im Plerom
0—0,16 mm	8	—	—
0,16—0,33 mm	**11**	4	7
0,33—0,55 mm	1	**13**	**12**
0,55—0,7 mm	—	4	4

Die neu entstehenden Scheidewände stehen meist senkrecht auf die Längsachse der Zellen. In dem Callusteil beobachtet man jedoch auch fertige Scheidewände, welche bogig oder schief verlaufen und zwar so, daß sie ihre Konkavität der Wundfläche zuwenden. Die großen Zellen im Plerom, welche Gefäßanlagen vorstellen, erleiden bekanntlich nach ihrer Entstehung unter normalen Verhältnissen bloß eine antikline und keine weitere Teilung mehr. In verwundeten Wurzeln erleiden sie jedoch zunächst an der Wund-

fläche, später in der oben erwähnten Teilungszone ziemlich viele Querteilungen. Durch dieselben werden sie in mehrere kürzere Zellen zerlegt, die in Reihen angeordnet durch den Callus bis zur Wundfläche verlaufen, jedoch erscheinen in denselben auch längs verlaufende Scheidewände, die unter normalen Verhältnissen niemals in ihnen vorkommen (Fig. 153—155). In jenen Fällen, wo durch das Absterben von langen Zellen Wunden entstehen, die sich relativ tief in das intakte Gewebe erstrecken, werden natürlich die Teilungen so orientiert, daß die Scheidewände parallel mit der so entstandenen Wundfläche stehen (d. h.

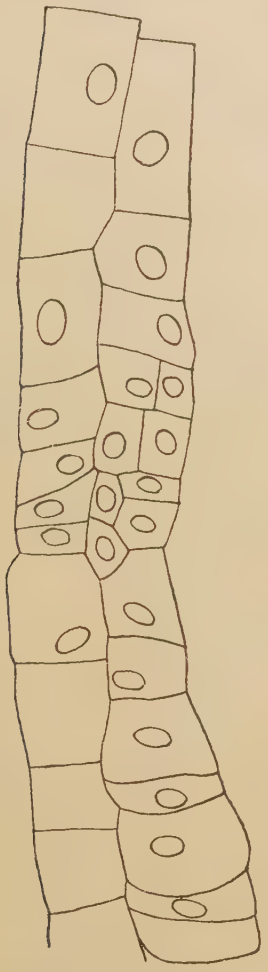


Fig. 153.

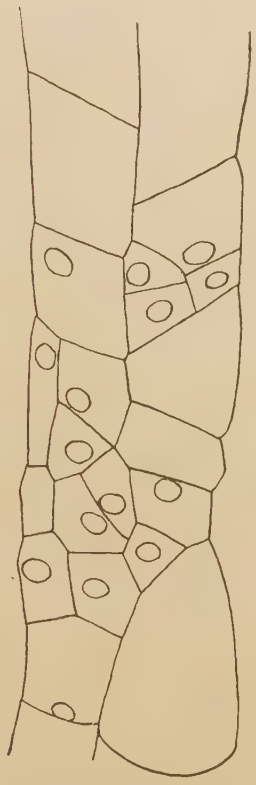


Fig. 154.

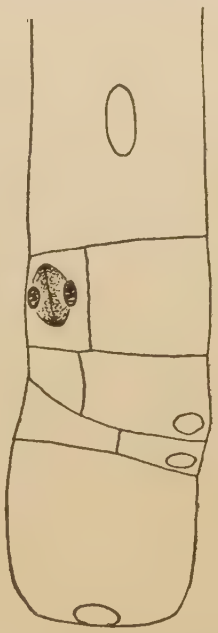


Fig. 155.

Zellteilungen in den Tracheidenanlagen einer Wurzel von *Asplenium decussatum*, 12 Tage nach der Verwundung.

mit den Längswänden der abgestorbenen Zelle, ähnlich wie wir das in der Epidermis von *Pteris arguta* gesehen haben).

Weiter wurden Wurzeln 12 Tage nach der Dekapitation untersucht. Je nachdem der Schnitt, durch welchen die Dekapitation

geschah, dicht hinter der Scheitelzelle oder etwas weiter geführt wurde, findet man zahlreiche oder spärliche Teilungen in der Wurzel. Auch der äußerste Teil der Wurzel, der bei äußerlicher Betrachtung eine Wurzelspitze vortäuschen könnte, ist bei verschiedenen Wurzeln verschieden lang. Ich werde zunächst Verhältnisse beschreiben, die in Wurzeln zu sehen sind, welche dicht hinter der Terminalzelle dekapitiert wurden.

In einem speziellen Fall wurde der Schnitt etwa 0,16 mm hinter dem Mittelpunkt der Terminalzelle geführt. Im ganzen wurden dadurch dem Wurzelkörper etwa 9 Segmente entfernt, d. h. drei Segmente in jeder von den drei Reihen, welche die Scheitelzelle auf den Wurzelkörper sukzessive abgibt. Die Kuppe, welche durch das Hervorwölben der Wundfläche entsteht, war ziemlich niedrig (0,45 mm). Die Wurzelspitze zeigte wieder eine callusartige Zone ohne Teilungen. Dieselbe war im Plerom scharf von der teilungsfähigen Zone abgegrenzt. Denn hier war eine quer verlaufende Zone von relativ kleinen, plasmareichen Zellen entwickelt, welche große Kerne und reichliche Teilungsfiguren besaßen, wogegen die Zellen der Endzone relativ größer, plasmaarm und ohne Teilungen waren. Weniger auffallend war die meristematische Zone von dem Callus in der Rinde abgesetzt, hingegen ließen sich beide Zonen wieder in der Epidermis gut unterscheiden. Dies soll zunächst an einer Zahlenreihe demonstriert werden, welche die Länge einzelner aufeinander folgender Epidermiszellen, von der Wundfläche angefangen, angibt. Die Zellen wurden an 3 der Mediane nahe liegenden sukzessiven Längsschnitten durch die besprochene Wurzel gemessen. Die Zellenlängen sind in μ angegeben. Die fett gedruckten Zahlen beziehen sich auf Zellen, die sich eben teilen.

55, 26, 30, 24, 26, 24. 17, 19, **44,** 22, 41, 30, 33, 24, 26, 33, 37, **33,** 39
41, 37, 28, 26, 22, 44, 24, **40,** 24, **43,** 19, 19, 22, 24, 19, 17, 16, 22, 44
33, 31, 37, 26, 22, 30, **44,** 30, 28, **33,** 17, 22, 22, 17, 30, 39, 33, 30, 39
67, 35, 28, 22, 24, 19, 17, **41,** 30, 24, 19, 19, 24, 30, 43, 44, 35, 40, 42
63, 30, 24, 22, 22, 19, 19, **37,** 30, 33, 19, 22, **39,** 24, 24, 19, 19, 37, 35
59, 28, 26, 26, **28,** 19, 20, 24, **33,** 19, 19, **44,** 24, 24, 33, 31, 40, 41, 36

Diese Zahlen lassen eine sehr einfache Erklärung zu: In einer 4—8 Zellen von der Wundfläche entfernten Zone befinden sich in der Epidermis teilungsfähige Zellen, die allerdings vor der Teilung

heranwachsen. In dieser Zone befinden sich neben sich teilenden oder zur Teilung sich vorbereitenden Zellen auch solche, die unlängst sich geteilt haben, und daher noch ziemlich kurz sind. Die in dieser Zone entstandenen Zellen verlängern sich und verlieren allmählich ihre Teilungsfähigkeit. Sie fallen einerseits dem Wurzelkörper, andererseits dem Callus zu. Allerdings ist es möglich und wahrscheinlich, daß dem Wurzelkörper mehr Zellen zufallen, als dem Callus, da derselbe zu dieser Zeit schon länger sein müßte, als er tatsächlich ist.

Dieselben Verhältnisse trifft man auch in der Rinde, doch ist hier die Zone der teilungsfähigen Zellen länger, auch variieren die Größenverhältnisse der Zellen so sehr, daß hier die Zone nicht so auffallend auftritt. Hingegen ist sie wiederum im Plerom gut zu beobachten. Man kann sich davon gut überzeugen, wenn man die Länge einzelner aufeinander folgender Zellen in einer Reihe jener relativ langen Zellen bestimmt, welche unter normalen Verhältnissen zu Gefäßen (Tracheïden) werden. Ich lasse hier die Resultate von solchen Messungen folgen, die sich auf drei Längsreihen beziehen, wobei wiederum mit den an die Wundfläche angrenzenden Zellen begonnen wird. Die fett gedruckten Zahlen beziehen sich wiederum auf sich eben teilende Zellen.

22, 22, 17, 13, 26, 28, 31, 44, 8, 11, **19,** 35, 37, 90, 195 . . (μ)

24, 25, 22, 11, 23, 33, 15, 17, 11, 13, **22,** 37, 86, 163 . . . „

22, 19, 22, 17, 24, 27, 35, **22,** 13, 13, 24, 34, 37, 160 . . . „

Die den Callus ausbildenden Zellen sind zunächst relativ kurz, hierauf folgen längere Zellen, plötzlich erscheinen ganz kurze Zellen, von denen sich einige eben teilen. Diese kurzen Zellen sind plasmareich, mit relativ großen Kernen versehen, überhaupt machen sie den Eindruck von meristematischen Zellen. Dann beginnen sich die Zellen stark zu verlängern und nehmen den normalen Charakter von Gefäßanlagen an.

In der ganzen Wurzel gibt es zahlreiche Teilungsfiguren. Bestimmt man ihre Entfernung von der Wundfläche, so bekommt man ein Bild ihrer Verteilung in der Wurzel. Es stellt sich dann heraus, daß dieselben in einer bestimmten Zone besonders häufig vorkommen, ähnlich wie wir das in Wurzeln gesehen haben, die neun Tage nach der Dekapitation untersucht wurden. Ich lasse hier eine diesbezügliche Tabelle folgen. Dieselbe gibt die Zahl und Entfernung (in mm) von der Wundfläche von allen an

sechs der Mediane nahe geführten Längsschnitten beobachteten Teilungsfiguren an.

Anzahl der Figuren.

Entfernung von der Wundfläche	Äußere Rinde (+ Epidermis)	Innere Rinde (+ End., Per.)	Plerom
0—0,21 mm	—	—	—
0,21—0,45 „	**20**	4	**9**
0,45—0,76 „	2	**10**	4
0,76—1,21 „	2	8	3
1,21—1,54 „	—	8	—

Wie man sieht, sind die Teilungen fast auf dieselbe Entfernung von der Wundfläche verteilt, wie in einer intakten Wurzel (vgl. die Tabelle auf Seite 180). Auch die Zahl der Teilungen ist im Vergleich mit den neun Tage nach der Verwundung untersuchten Wurzeln nicht gesunken, sie ist im Gegenteil größer geworden. Alle Teilungen sind normal karyokinetisch, ich traf keine zwei- oder mehrkernigen Zellen an, auch nicht in dem callusartigen Endteile des Wurzelkörpers. Aber es ist ganz deutlich zu sehen, daß die meisten Teilungen auf eine ziemlich kurze Zone verteilt sind, die in der Entfernung von 0,21—0,76 mm von der Wundfläche sich befindet. Noch kürzer ist diese Zone in der äußeren Rinde und im Plerom, und man kann dieselbe als die Teilungszone der Callushypertrophie gegenüberstellen.

Wurzeln, bei welchen der Schnitt weiter hinter der Terminalzelle geführt wurde, weisen 12 Tage nach der Verwundung ziemlich ähnliche Verhältnisse auf, der callusartige Teil ist 0,55—0,65 mm lang, er enthält meist keine Teilungen (in einem Fall war in einer großen, hypertrophisch aufgeblasenen Zelle des Pleroms direkt an der Wundfläche eine Teilung zu beobachten), die meristematische Zone ist im Plerom gegen den Callus hin gut abgegrenzt. Aber die Wurzel enthält ziemlich spärliche Teilungen, dieselben sind auf eine geringere Entfernung von der Wundfläche beschränkt. Auch in der Endodermis und im Perikambium gibt es 1,1 mm hinter der Wundfläche keine Teilungen mehr.

Das ist leicht zu begreifen, weil auch unter normalen Bedingungen die Teilungsfähigkeit einzelner Zellen mit steigender Entfernung von der Terminalzelle abnimmt. Dieselben Verhältnisse bleiben also auch nach der Dekapitation erhalten, wo man doch

vielleicht erwarten könnte, daß durch den Wundreiz diese Verteilung der Teilungstätigkeit verändert werden könnte.

Schließlich wurden Wurzeln 16 Tage nach der Dekapitation untersucht. Diese Wurzeln zeigten häufig unregelmäßige Krümmungen, besonders an ihrem Ende, außerdem war der gebräunte Teil der Wurzel der Wundfläche schon auf 1—1,5 mm genähert, so daß eine spätere Regeneration nicht zu erwarten war. Alles deutete darauf hin, daß die Wurzel bald ihr Wachstum einstellen wird. Tatsächlich erwiesen sich die meisten Wurzeln schon ohne Teilungen, andere besaßen ziemlich spärliche Teilungsfiguren. Außerdem war jedoch eine rege Tätigkeit in den Initialen der Seitenwurzeln zu beobachten, woraus zu schließen war, daß dieselben bald zu Seitenwurzeln auswachsen und die Spitze ihrer Mutterwurzel ersetzen werden.

Ich werde hier die Verhältnisse, welche eine von solchen Wurzeln, in der noch Teilungen zu sehen waren, aufweist, eingehender schildern. Der callusartige Teil war 1,2 mm lang und ein wenig zur Seite gekrümmt. Das Ende der Wurzel war zugespitzt, was wieder durch das beträchtliche Vorschieben des Pleroms verursacht wurde. In dem callusartigen Gewebe waren 0,7 mm von der Wundfläche entfernt zwei Teilungsfiguren zu beobachten und zwar in Zellreihen, welche aus den großen Gefäßanlagen entstanden sind. Sonst war im Callus keine Teilung zu beobachten. Im Plerom sowie in der inneren Rinde, besonders in der Endodermis und im Perikambium war die Abgrenzung des Callus vom eigentlichen Wurzelkörper zwar gut zu sehen, doch war die meristematische Zone im Plerom nicht so auffallend, wie z. B. 12 Tage nach der Verwundung. Diese Zone enthielt auch ein Paar Teilungsfiguren, die etwa so verteilt waren, wie 12 Tage nach der Verwundung, allerdings begann die Teilungszone in einer größeren Entfernung von der Wundfläche, aber sie reichte ziemlich weit von derselben. In der Epidermis und der Rinde fand ich keine Teilungsfiguren mehr, im Perikambium, der Endodermis sowie im Plerom zählte ich an einem Schnitt kaum je eine Teilungsfigur, dieselben waren in der Endodermis und im Plerom bis 2,5 mm von der Wundfläche entfernt. Diese Verhältnisse deuten darauf hin, daß in der Wurzel die Teilungsfähigkeit schon ausklingt. Die Zellen der Epidermis und der Rinde strecken sich, nur noch jene Elemente, welche auch im ausgewachsenen Wurzelteile relativ kurz sind, teilen sich noch, um mit der Streckung

der übrigen Elemente Schritt halten zu können und nicht abnorm lang zu werden. Die definitive Differenzierung der Zellen nähert sich immer mehr der meristematischen Zone. Es reichen ja die Schraubentracheïden auf eine Distanz von 1,6 mm zur Grenze zwischen dem Callus und dem noch meristematischen Teile des Pleroms, wogegen sie 12 Tage nach der Verwundung höchstens auf 5—6 mm der Wundfläche genähert waren. Im Callus trat keine Spur irgend einer Gewebedifferenzierung auf. Auch ist zu bemerken, daß in demselben nie Stärke abgelagert wurde. Seine Zellen blieben dünnwandig, relativ plasmaarm und enthielten weder deutliche Plastiden, noch Stärkekörner. In normalen Haubenzellen sinken diese Stärkekörner in den älteren Segmenten je nach der Lage der Wurzel in den physikalisch unteren Teil der Zelle und auch der Kern führt ähnliche, obzwar nicht so schnelle Bewegungen aus. In dem Callus konnte ich derartige mit der Lage der Wurzel zusammenhängende Bewegungen der Zellkerne niemals beobachten.

Dies waren die letzten Stadien, die ich an dekapitierten Wurzeln untersucht habe. Wie wir sehen, trat keine wirkliche Regeneration ein, die mit der Neubildung der verloren gegangenen Terminalzelle verknüpft wäre. Ich habe schon hervorgehoben, daß während der bisher geschilderten Vorgänge in der Endodermis der dekapitierten Wurzeln sich Initialen von Seitenwurzeln herausgebildet haben und daß in denselben rege Teilungen vor sich gehen. Ich werde mich jetzt daher diesen Vorgängen zuwenden.

Die Seitenwurzeln werden bei den Farnen in der Endodermis (innerste Rindenschicht) angelegt. Und zwar entsteht in einer Mutterzelle durch mehrere aufeinander folgende Teilungen eine vierseitige Terminalzelle, welche dann der Seitenwurzel Ursprung gibt. Die Differenziation der Terminalzellen beginnt in normalen, unverletzten Wurzeln der von mir untersuchten Farne immer erst in einer bestimmten Entfernung von der Wurzelspitze. So fand ich die Anfänge dieser Differenzierung in normalen Wurzeln von *Asplenium decussatum* 3,8—4 mm weit von der Scheitelzelle vor sich gehen. In Wurzeln, die ihrer Spitze beraubt wurden, spielte sich dieser Vorgang näher bei der Wundfläche ab. So fand ich die ersten Stadien in Wurzeln, die 9 Tage nach der Dekapitation untersucht wurden, 3—3,2 mm von der Wundfläche entfernt, in Wurzeln, welche 16 Tage nach der Operation fixiert wurden, betrug diese Distanz immer noch 1,8—2 mm. Da handelte es

sich jedoch schon um fertige Terminalzellen mit Teilungen, so daß auf eine bevorstehende Weiterentwicklung dieser Wurzelanlagen zu schließen war. Niemals entstehen jedoch Seitenwurzeln direkt an der Wundfläche oder an der Grenze zwischen dem callusartigen und dem meristematischen Teile.

In weiteren Versuchen wurden Wurzelspitzen von *Asplenium decussatum* durch median geführte, $^3/_4$—1 mm tiefe Längsschnitte gespalten. Nach sieben Tagen war die ganze Wurzelspitze gebräunt und stellte ihr Wachstum ein, nachdem sie in den sieben Tagen im Durchschnitt einen Zuwachs von 1 cm erfahren hatte. Es wurden weiter andere Wurzeln durch ebensolche, jedoch nicht ganz median, sondern etwas tangential geführte Längsschnitte verwundet, so daß zu hoffen war, daß die Terminalzelle und etwa zwei von den jüngsten Segmenten getötet sein werden, eine Segmentzelle jedoch unversehrt bleiben wird. Auch diese Wurzeln stellten nach neun Tagen ihr Wachstum ein.

An den operierten Wurzeln wurden die täglichen Zuwächse nicht gemessen, bloß am Ende des Versuches wurde der Gesamtzuwachs festgestellt. So zeigte *Asplenium decussatum* nach fünf Tagen einen Zuwachs von 5—9 mm, nach weiteren vier Tagen (also neun Tage nach der Dekapitation) einen solchen von 1—1,5 cm. Am Ende des Versuchs, also 16 Tage nach der Dekapitation ließ sich der größte Zuwachs, den die Wurzeln aufwiesen, etwa auf 2 cm feststellen. Durchschnittlich betrug er 17 mm. Bei *Blechnum brasiliense* wurde durch die Dekapitation das Wachstum der Wurzeln eingestellt (höchstens konnte es sich um ganz geringe Zuwächse von 1—2 mm handeln). Wurzeln, welchen bloß die Haube (jedoch dicht bei der Terminalzelle) abgeschnitten wurde, zeigten während der ersten vier Tage nach der Verwundung einen Zuwachs von etwa 1,5 mm, hierauf begannen sie mit normaler Geschwindigkeit weiter zu wachsen. Wurzeln von *Bathmium macrophyllum,* denen die Haube abgeschnitten wurde, verlängerten sich in fünf Tagen nach der Operation um 4 mm, in weiteren 16 Tagen um 25 mm.

Man sieht also, das schon das Abschneiden der Wurzelhaube durch einen dicht bei der Terminalzelle geführten Schnitt das Wachstum der Wurzel stark herabsetzt und offenbar die Teilungstätigkeit der Scheitelzelle dann auf eine Zeit lang einstellt. Bei *Asplenium decussatum* bestand die neu gebildete Haube 12 Tage nach dem Abschneiden der ursprünglichen Wurzelhaube aus 5 Seg-

menten.[1]) Dieselben besaßen in ihren äußeren Zellschichten reichliche, leicht bewegliche Stärke, auch die Kerne befanden sich da immer in den physikalisch unteren Teilen der Zellen.

Ich habe mit einigen dekapitierten Wurzeln von *Asplenium decussatum*, hauptsächlich jedoch mit solchen von *Blechnum brasiliense* geotropische Versuche angestellt. Die Wurzeln wurden sofort nach der Dekapitation in horizontale Richtung gebracht. Sie befanden sich 12 Tage lang in dieser Richtung, ohne eine Spur von einer geotropischen Reaktion aufzuweisen. Der callusartige Endteil der Wurzel führte nicht selten schwache unregelmäßige Krümmungen auf, die jedoch sicher keine geotropische Orientierung vorstellten.

An den Wurzeln von *Blechnum brasiliense* wurden noch nachfolgende geotropische Versuche angestellt. Es wurde denselben bloß die Haube abgeschnitten, so zwar, daß bloß etwa zwei jüngste Kappen der Wurzel gelassen wurden. Die Wurzeln wurden gleich nach der Operation horizontal gelegt. Erst 14 Tage nach der Operation zeigten sie eine geotropische Krümmung. Sie zeigten da sieben Haubensegmente, in den zwei äußeren war Statolithenstärke vorhanden. Ähnlich behandelte Wurzeln besaßen 10 Tage nach der Operation fünf Haubensegmente, die Zellen des äußersten Segmentes besaßen zwar Stärke, dieselbe war jedoch nicht beweglich.

Ähnliche Versuche wurden mit *Asplenium decussatum* ausgeführt, die Wurzeln krümmten sich schon nach 12 Tagen. Sie besaßen sechs Kappen-(Hauben-)segmente, in den zwei äußeren war reichliche Statolithenstärke vorhanden.

Auch mit Wurzeln von *Equisetum limosum* wurden Versuche angestellt, aber auch hier trat keine Regeneration ein. Diese Pflanze bildet im Wasser sehr schnell Adventivwurzeln, welche sehr gut wachsen. Wurde denselben die Spitze samt der Terminalzelle abgeschnitten, so stellten die Wurzeln ihr Wachstum ein und in der Nähe der Wundfläche bildete sich eine Seitenwurzel, welche schon 10 Tage nach der Verwundung $1—2^1/_2$ mm lang war. Schon drei Tage nach der Verwundung waren fast bis zur Wundfläche Wurzelhaare entwickelt. Der äußerste Teil des Wurzelstumpfes (in jeder epidermalen Zellreihe 6—7 Zellen) bildet überhaupt keine Wurzelhaare.

[1]) Die mittleren Teile einzelner Segmente (Kappen) der Wurzelhaube werden hier zweischichtig, ähnlich wie das für Farnwurzeln van Tieghem, Douliot (I) und Campbell angeben.

Überblicken wir die Resultate unserer Untersuchungen über die Vorgänge, welche sich in dekapitierten Farnwurzeln abspielen, so sehen wir, daß hier von einer Regeneration nicht zu sprechen ist. Wie die Versuche mit median gespaltenen Wurzeln (wobei die Scheitelzelle vernichtet wurde) lehren, vermag sich die Farnwurzel auch nach einer bloßen Halbierung ihrer Spitze nicht so zu regenerieren, wie das bei den meisten Phanerogamenwurzeln der Fall ist. Derartig verwundete oder verstümmelte Wurzeln haben nicht die Fähigkeit, eine neue Scheitelzelle herauszubilden, und damit hängt es auch zusammen, daß ihre Weiterentwicklung und ihr Wachstum eine begrenzte Dauer hat. Offenbar ist unter diesen Bedingungen keine von den zahlreichen meristematischen Zellen, die der Wurzelspitze nach der Dekapitation und besonders nach der Halbierung übrig bleiben, fähig, sich zur Terminalzelle zu differenzieren.

Die Terminalzelle ist durch zwei Eigenschaften charakterisiert. Erstens ist dieselbe (theoretisch) unbegrenzt teilungsfähig. Tatsächlich dauert diese Teilungsfähigkeit so lange wie die Wachstumsfähigkeit der Wurzel. Diese ist zwar zeitlich beschränkt, ob jedoch aus inneren Ursachen, ist vorderhand nicht zu entscheiden. Zweitens hat die Terminalzelle die Fähigkeit, Tochterzellen zu produzieren, aus deren Nachkommen sich alle Gewebesysteme, aus welchen die Wurzel besteht, zu differenzieren vermögen. Folglich müssen schon in der Scheitelzelle die Potenzen vorhanden sein, welche ihren Nachkommen die speziellen Differenziationen ermöglichen.

Die übrigen meristematischen Zellen der Farnwurzel — ganz bestimmte Zellen der Endodermis ausgenommen — haben im normalen Entwicklungsgange ein streng vorausbestimmtes Schicksal. Einerseits ist ihre Teilungsfähigkeit begrenzt, sie erlischt ziemlich früh, andererseits ist auch ziemlich streng ihre Differenzierung vorausbestimmt. Bald spezialisieren sich dieselben und gehen in ein bestimmtes Dauergewebe über. Das ist aber auch in den Wurzelspitzen der phanerogamen Pflanzen der Fall. Jedoch lehren Erfahrungen über die Regeneration der Phanerogamenwurzeln, daß hier das Schicksal der meristematischen Zellen nicht streng vorausbestimmt ist. Zellen, welche unter normalen Verhältnissen ihre Teilungsfähigkeit früh einbüßen, können während der Regeneration zu unbegrenzt teilungsfähigen Elementen werden, Rindenzellen können zu Epidermiszellen werden usw. Es gibt hier keine strenge Spezifizität der meristematischen Zellen. Die Versuche

über die Regenerationsfähigkeit der Farnwurzeln scheinen darauf hinzuweisen, daß es in Farnwurzeln, vielleicht in allen Wurzeln, die eine Terminalzelle besitzen, anders ist. Die Terminalzelle entspricht, was ihre Teilungsfähigkeit betrifft, den sog. Initialen der phanerogamen Wurzeln. Diese können bei Regenerationsvorgängen durch ihre Nachkommen direkt ersetzt werden, die Terminalzelle wurde jedoch in unseren Versuchen nicht durch irgend welche ihrer Nachkommen ersetzt. Es ist auffallend, daß dies auch die Endodermiszellen nicht vermögen, von welchen doch einige zu Initialen der Seitenwurzeln werden.

Es fragt sich, ob dies in der absoluten Unfähigkeit der meristematischen Zellen der Farnwurzeln begründet ist, oder vielmehr durch den Wundreiz verursacht wird. Wenn man bedenkt, daß in der Endodermis Zellen vorliegen, von welchen einige unter normalen Verhältnissen zu Terminalzellen von relativ unbegrenzt wachstumsfähigen Seitenwurzeln werden können und daß sie nach einer Dekapitation nicht zu unbegrenzt teilungsfähigen Ersatzterminalzellen werden können, so liegt der Schluß nahe, daß die Verwundung an sich oder die Entfernung der Terminalzelle schuld daran ist. In der Endodermis entstehen Initialen von Seitenwurzeln erst in einer bestimmten Entfernung von der Wurzelspitze, also nachdem die Zellen einen bestimmten Entwicklungsgang durchgemacht haben und ein bestimmtes Alter erreicht haben. Dies Alter erreichen die Endodermiszellen auch nach der Dekapitation, sie können jedoch in der nächsten Nähe der Wundfläche nicht zu Terminalzellen werden, da sie nicht den nötigen Entwicklungsgang durchgemacht haben. Tatsächlich erscheinen Initialen von Seitenwurzeln erst in einer beträchtlichen Entfernung von der Wundfläche. Sie können daher die abgeschnittene Terminalzelle nicht direkt ersetzen, sondern bloß in eine Seitenwurzel auswachsen, welche als solche die verlorene Spitze ersetzt.

Der Terminalzelle kommt daher in einer Farnwurzel eine besondere Bedeutung zu: Sie allein ist in der Wurzelspitze unbegrenzt andauernd teilungsfähig, sie allein kann Tochterzellen Ursprung geben, aus welchen sich alle Gewebe des Wurzelkörpers differenzieren können. Die Initialen der Seitenwurzeln differenzieren sich erst in einer ziemlich beträchtlichen Entfernung von der Wurzelspitze und tun dies auch nach dem Abschneiden der Wurzelspitze, so daß die Endodermiszellen zu einer direkten Regeneration (Restitution) nichts beitragen können. Die Terminalzelle verknüpft daher

mit einer bevorzugten topischen Stellung auch ganz besondere physiologische Eigenschaften. Wenn sie auch eine Lücke im Konstruktionssystem einnimmt, so folgt daraus nicht, daß sie sich passiv verhält, im Gegenteil, es kommt ihr im Wachstum und in der Entwicklung der Wurzel eine führende Rolle zu.

In unseren meisten Versuchen wurden samt der Terminalzelle auch die jüngsten Segmente von der Wurzelspitze abgetrennt. Es fragt sich, ob vielleicht nicht diesen die Fähigkeit zukommt, die Terminalzelle zu ersetzen. Die Teilungsfähigkeit dieser Zellen ist doch am größten von allen meristematischen Zellen der Wurzelspitze (die Terminalzelle ausgenommen), sicher jedoch größer als jene der älteren Segmente. Es wurden jedoch auch Versuche angestellt, wo die Wurzelspitze durch einen medianen, etwa bis zur Terminalzelle führenden Schnitt verwundet wurde und dennoch trat keine Regeneration ein. In diesen Versuchen wurden zwar wahrscheinlich alle drei jüngsten Segmente durch den Einschnitt getötet, sicher blieben jedoch von dem vierten, fünften und sechsten Segmente unversehrte Zellen übrig. Sie vermochten jedoch nicht die Scheitelzelle zu ersetzen. Mir scheint, daß dies auch von den jüngsten drei Segmenten gilt, denn es wurden weiter Längseinschnitte nicht ganz median geführt, wo eine große Wahrscheinlichkeit vorlag, daß eines von den jüngsten Segmenten intakt bleiben wird. Dennoch trat keine Regeneration ein. Der einzige Umstand, welcher noch experimentell zu prüfen wäre, ist die Frage, ob an der erwähnten Unfähigkeit der jüngsten Segmente nicht der allzu große Wundreiz schuld ist. Mir scheint dies unwahrscheinlich zu sein, weil es nirgends bekannt ist, daß der Wundreiz die Regeneration verhindern oder hemmen würde. Aber die Sache ließe sich in unserem Falle z. B. so prüfen, daß man es versuchen würde, mit Hilfe einer sehr feinen Glasnadel die Wurzelspitze so durchzustechen, daß die Terminalzelle (neben ein paar Haubenzellen) abgetötet wäre, wobei die Wundfläche ganz unbedeutend wäre. Ich habe leider kein Material mehr gehabt, als mir dieser Gedanke einfiel. Simon (I) hat in seiner Arbeit über die Regeneration der Wurzelspitzen nachgewiesen, daß dem Perikambium bei der Regeneration eine leitende Rolle zukommt, und daß überhaupt durch seine Teilungen die Regeneration eingeleitet wird. Bekanntlich werden bei den Phanerogamen in diesem Perikambium die Seitenwurzeln angelegt und in dieser Beziehung entspricht ihm die Endodermis der Farnwurzeln. Es ist daher nötig zu untersuchen, wie sich die Endodermis in

dekapitierten Farnwurzeln verhält. Sie zeigt keine erhöhte Teilungsfähigkeit, sie unterscheidet sich überhaupt nicht prinzipiell von den inneren Rindenschichten. Sie nimmt auch an der Differenzierung des Transversalmeristems keinen hervorragenden Anteil.

Wir haben eingehend die Entstehung und Verlängerung des callusartigen Gebildes an der Wundfläche beschrieben. Es ist bekannt (Prantl, Simon), daß ein ähnliches Gewebe auch nach Dekapitation von Wurzeln bei phanerogamen Pflanzen entsteht. Auch hier stellen die jüngsten Zellen, welche an die Wundfläche direkt angrenzen, sehr früh ihre Teilung ein, verlängern sich, werden relativ plasmaarm und es unterbleibt in denselben die weitere Differenzierung. Dasselbe kann auch von dem Callus an den untersuchten Farnwurzeln gesagt werden. Das Unterbleiben einer Gewebedifferenziation in demselben ist hier besonders auffallend, da hier das Plerom scharf vom Periblem abgegrenzt ist und da sich im Plerom der Zusammenhang einzelner Zellreihen im Wurzelkörper und im Callus gut feststellen läßt. Simon hat dieses callusartige Gewebe als provisorische Haube bezeichnet, da bei Wurzeln von phanerogamen Pflanzen dieses Gewebe die sich neu herausbildende Wurzelspitze (den Vegetationspunkt) bedeckt und schützt. Wir könnten dies auch bei den Farnwurzeln tun, da hier der Callus die meristematische Zone bedeckt und unter Umständen wohl auch schützt, obzwar eine weitere Neubildung eines normalen Vegetationspunktes mit einer Terminalzelle unterbleibt. Aber daß es sich um ein Gebilde handelt, das dem Callus, welcher an den meisten Wundflächen der höheren Pflanzen entsteht, entspricht, scheint mir für unseren Fall unzweifelhaft zu sein. Bei typischen Wurzeln phanerogamer Pflanzen zeichnet sich die provisorische Wurzelhaube noch durch eine merkwürdige Eigenschaft aus: Sehr früh (noch vor der Neubildung eines Vegetationspunktes) wird in derselben Stärke abgelagert, besonders in ihren zentralen Teilen, es bildet sich hier eine Gruppe von Zellen mit leicht beweglicher Stärke. Das unterbleibt in dekapitierten Farnwurzeln vollständig. In dem Callus dieser Wurzeln habe ich noch 14 Tage nach der Operation keine Spur von Stärke beobachten können. In dieser Beziehung unterscheidet sich der Callus an Farnwurzeln von provisorischen Wurzelhauben typischer Wurzeln, obzwar dieser Unterschied nicht prinzipiell sein wird, da es auch bei phanerogamen Pflanzen Wurzeln gibt, deren Hauben keine Stärke besitzen (Haberlandt II, Tischler I). Aber er unterscheidet sich dadurch scharf von wirklichen Hauben

der Farnwurzeln selbst, denn dieselben besitzen zahlreiche Stärkekörner, welche in den zentralen Teilen der Wurzelhaube auch leicht beweglich sind. Wird die Haube den Farnwurzeln abgeschnitten, so tritt, wie wir gesehen haben, wiederum leicht bewegliche Stärke auf. Das scheint darauf hinzuweisen, daß die Fähigkeit, bewegliche Stärke auszubilden, spezielle Eigenschaften der Zelle voraussetzt und daß diese Eigenschaften den Zellen des Wurzelkörpers selbst und insbesondere jenen, welche den Callus zusammensetzen, abgehen.

Obzwar also die Terminalzelle nicht regeneriert wird, so gehen doch in dem Wurzelstumpf nach der Dekapitation Vorgänge vor sich, welche ein — allerdings kurz andauerndes — Weiterwachsen, das mit Neubildung von Zellmaterial verknüpft ist, ermöglichen. Es differenziert sich ein förmliches Transversalmeristem, welches sowohl an den Callus als auch an die Epidermis, Rinde und das Plerom neue Zellen abgibt. Daß es sich nicht bloß um eine allmählich ausklingende Teilungstätigkeit der relativ teilungsfähigsten Zellen (und es sind dies jene, welche an den Callus angrenzen) handelt, erhellt aus den Verhältnissen, wie sie sich im Plerom zeigen. Hier furchen sich gewissermaßen die großen Zellen, welche sonst zu Gefäßen werden, in der Zone des Transversalmeristems in kleine, plasmareiche und teilungsfähige Zellen, welche sowohl an den Callus als auch an den Wurzelkörper selbst neue Zellen abgeben, wobei die letzteren denselben Charakter tragen, wie normale Gefäßanlagen. Bekanntlich gibt es auch in Wurzeln einiger phanerogamen Pflanzen ein Transversalmeristem, welches besonders bei den meisten Leguminosen typisch entwickelt ist. Doch unterscheiden sich die Verhältnisse dieser Wurzeln von dekapitierten Farnwurzeln dadurch, daß in Leguminosenwurzeln häufig das Dermatogen an der Bildung der lateralen Teile der Wurzelhaube beteiligt ist, wogegen in den Farnwurzeln die Epidermis in der meristematischen Zone bloß Querteilungen aufweist und keine Zellen durch periklinale Scheidewände nach außen abtrennt. Es unterscheidet sich der Callus, den die Farnwurzeln bilden, von wirklichen Wurzelhauben dadurch, daß ihm Teile abgehen, welche den lateralen Teilen der Hauben entsprächen.

Die Zuwächse, welche die dekapitierten Wurzeln aufweisen, sind ziemlich gering. Die Teilungstätigkeit des Transversalmeristems wird schon nach 16 Tagen fast völlig eingestellt. Dennoch ist es sicher, daß ohne seine Differenzierung nicht einmal ein solcher

Zuwachs möglich wäre. Wir haben gesehen, daß 12 Tage nach der Dekapitation die Wurzeln zahlreiche Teilungen aufweisen, ja auch nach weiteren vier Tagen findet man — obzwar spärlich — Teilungen. Da sich nun die durch die Tätigkeit des Transversalmeristems entstandenen Zellen, ehe das definitive Stadium des Wachstumsstillstandes erreicht wird, beträchtlich strecken, so hat seine Tätigkeit durch Lieferung des Zellmaterials sicher zu dieser Streckung beigetragen. Es fragt sich jedoch, ob dieselbe Verlängerung nicht erreicht gewesen wäre, wenn sich die meristematischen Zellen nach der Verwundung ebenso verhalten hätten, mit derselben Intensität geteilt hätten, wie wenn sie sich in einer normalen, intakten Wurzel befänden.

Um diese Frage beantworten zu können, habe ich an einer normalen Wurzel,[1]) die unter denselben Verhältnissen wuchs wie die dekapitierten Wurzeln, die Länge (in der periklinalen Richtung) einzelner Segmente gemessen, um ihre normale Wachstumsfähigkeit feststellen zu können. Es wurde ein medianer Schnitt gewählt, wo die beiden Reihen der Segmente gut zu unterscheiden waren, die Länge (Höhe) der jüngsten Segmente wurde an der Grenze zwischen dem Wurzelkörper und der Haube gemessen. Die Grenze zwischen einzelnen Segmenten läßt sich noch ziemlich tief im Wurzelkörper durch das charakteristische zickzackförmige Ineinandergreifen der Segmente erkennen. Dazu kommt noch der Umstand, daß an Präparaten, welche mit Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert wurden, die die Segmente trennende Membran besonders stark aufquillt, so daß die Grenze dann sehr deutlich wird. In einer Reihe konnte so die Länge von sieben aufeinander folgenden Segmenten bestimmt werden. Wenn in der Epidermis oder der äußersten Rindenschicht des siebenten Segmentes keine oder nur sehr spärliche Teilungen vorkamen, so ließ sich noch indirekt auch die Länge des achten Segmentes feststellen. Es genügt dann, in der Endodermis oder der äußersten Rindenschicht

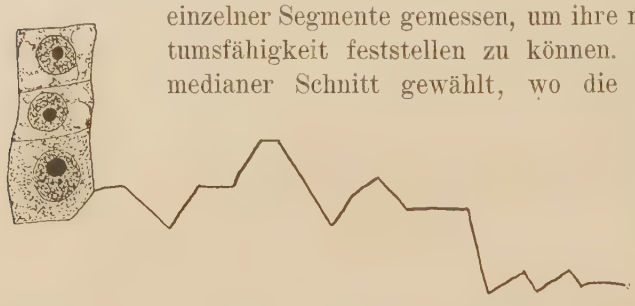


Fig. 156. — Seitenwurzelanlage in der Wurzel von *Asplenium decussatum*.

[1]) Diese Angaben beziehen sich zunächst auf *Asplenium decussatum*.

eine Reihe von ebensovielen Zellen abzuzählen, wie viele wir in dem siebenten Segmente gezählt haben, und dann die Länge dieser Reihe festzustellen. Es hat sich herausgestellt, daß sich im achten Segmente, obzwar es keine Teilungen mehr in der äußersten Rinde und der Epidermis aufweist, ein starkes Wachstum abspielt, ja man kann eben dieses (oder eventuell das neunte Segment) als das Streckungssegment bezeichnen. Aber noch auf eine andere Weise läßt sich die Grenze zwischen einzelnen Segmenten feststellen. Wie die ganze Zerklüftung einzelner Segmente auf eine äußerst regelmäßige Weise vor sich geht, so ist auch die Anlage der Seitenwurzeln in jedem Segment ganz genau vorausbestimmt. Zur Mutterzelle der Seitenwurzel wird nämlich im Segment immer in der Endodermis die vorderste, der ersten Tracheïde gegenüberliegende Zelle, welche früh durch ihre Breite, ihren Plasmareichtum sowie ihren großen Kern auffällt.[1]) Man kann demnach an einer Orthostiche von Seitenwurzeln die Länge einzelner Segmente bestimmen. Ich konnte auf diese Weise in den älteren Teilen der Wurzel die Richtigkeit der indirekten Bestimmung der Länge einzelner Segmente prüfen. Man findet dann auch leicht die zickzackförmige Linie, welche von der Mutterzelle der Seitenwurzel in der Rinde bis zur Epidermis verläuft (Fig. 156). In einer Wurzel betrug z. B. an dem Medianschnitt die Länge einzelner Segmente (mit den jüngsten angefangen) in mm:

	Linke Reihe	Relative Zuwächse		Rechte Reihe	Relative Zuwächse
I	0,030		I	0,026	
II	0,035	0,005	II	0,035	0,009
III	0,059	0,024	III	0,059	0,024
IV	0,110	0,051	IV	0,101	0,042
V	0,275	0,165	V	0,212	0,111
VI	0,572	0,297	VI	0,495	0,283
VII	1,32	0,708	VII	1,05	0,755
VIII	2,64	1,32			
IX	3,85	1,21			

[1]) Nägeli und Leitgeb geben nicht an, wo die Seitenwurzeln in der Längsreihe der gegenüber dem Holze liegenden Zellen der innersten Rinde angelegt werden. Es heißt bei ihnen bloß (I, p. 89): „Wenn eine Wurzelanlage gebildet werden soll, so beginnt sich zunächst eine der genannten Rindenzellen nach allen Dimensionen rasch zu vergrößern."

In der linken Reihe konnte noch die Länge des achten und neunten Segmentes indirekt bestimmt werden, da in der äußersten Rindenschicht im ganzen Segment (an dem zur Messung dienenden Medianschnitt) bloß zwei Teilungen zu beobachten waren. Hingegen enthielt das siebente Segment der rechten Reihe noch so viele Teilungen, daß die indirekte Bestimmung der Länge des achten Segmentes unmöglich vorzunehmen war.

Bei dieser Wurzel war im zehnten Segment der linken Reihe (welches jedoch nicht ganz an dem Präparate sich befand) keine Teilung mehr zu beobachten. Seine Zellen waren im Durchschnitt kaum länger als diejenigen des neunten Segmentes, so daß in ihm das Längenwachstum sicher im Erlöschen begriffen war. Wir sehen, daß jedes Segment eine Verlängerung von mehr als 3 mm (3,85 mm) erfahren kann. Wenn man die absoluten Zuwächse einzelner Segmente bestimmt (Buchner I), so bekommt man eine Übersicht über die Verteilung des Längenwachstums in einzelnen Segmenten. Wollte man die Lage des intensivsten Wachstums näher bestimmen, so könnte das mit Hilfe der Markierungsmethode bequem geschehen.

Durch Messung der Zellenlänge in der Streckungszone ist das kaum gut möglich, weil die eventuellen Zellteilungen, die da vorkommen können, die Genauigkeit der Resultate recht beeinträchtigen können. Dennoch schien mir einiges Interesse die Frage zu haben, ob in einzelnen Segmenten die Wachstumsgeschwindigkeit gleichmäßig verteilt ist oder vielmehr ob dieselbe mit der Entfernung von der Wurzelspitze steigt, resp. sinkt. Es ist jedoch a priori unwahrscheinlich, daß man durch die Längenbestimmung der Zellen das Ziel wirklich erreichen könnte, da dieselben nach Auslöschen der Teilungsfähigkeit in ihrer Größe beträchtlich variieren. Sie könnten daher, auch wenn das Wachstum innerhalb der Grenzen eines Segmentes ganz gleichmäßig verteilt wäre, nicht gleich lang sein. Und wenn es ungleichmäßig verteilt ist, so werden dadurch die Resultate der Messungen in ihrer Übersichtlichkeit beträchtlich beschränkt. Ich habe dennoch an einem Längsschnitt die Länge der aufeinanderfolgenden Zellen der äußersten Rindenschicht im achten und neunten Segmente bestimmt und hierauf von je 10 Zellen die Durchschnittszahlen berechnet. Das achte Segment hat 52 Zellen in der Rindenschicht, unter denselben waren nur zwei in Teilung begriffen.

	VIII. Segment:		IX. Segment:	
	durchschn. Länge der Zellen in mm	Differenzen	durchschn. Länge der Zellen in mm	Differenzen
1.—10. Zelle	0,017		0,039	
10.—20. „	0,024	> 0,007	0,046	> 0,007
20.—30. „	0,024		0,059	> 0,013
30.—40. „	0,028	> 0,004	0,050	
40.—50. „	0,026		0,097	> 0,047
50.—52. „	0,037	> 0,011	0,098	> 0,001

In beiden Segmenten steigt mit der Entfernung von der Wurzelspitze ziemlich regelmäßig die Länge der Zellen. Soweit man aus den berechneten Differenzen schließen kann, steigen oder sinken in beiden Segmenten die Zuwächse nicht regelmäßig. Sie sinken jedoch offenbar im zehnten Segmente, in welchem (eventuell auch erst im elften) das Längenwachstum der Zellen aufhört.

Obzwar eine eingehende Untersuchung über die Verteilung des Wachstums in den Farnwurzeln nicht in den Rahmen meiner Arbeit fällt, will ich doch noch Resultate von Messungen mitteilen, die an einer Wurzel von *Alsophila meliantha* ausgeführt wurden. Wiederum wurde an einem medianen Längsschnitt die Länge (Höhe) einzelner Segmente bestimmt. An einem solchen Längsschnitt bilden die Segmente natürlich wiederum zwei Längsreihen, eine links, die andere rechts von der Längsachse der Wurzel. An diesem Schnitt betrug die Länge der aufeinander folgenden Segmente in mm:

	Linke Reihe	Rel. Zuwächse (Differenzen)	Rechte Reihe	Rel. Zuwächse (Differenzen)
I. Segment	0,020		0,030	
II. „	0,026	0,006	0,042	0,012
III. „	0,051	0,025	0,061	0,019
IV. „	0,097	0,046	0,132	0,071
V. „	0,176	0,079	0,264	0,132
VI. „	0,45	0,274	0,55	0,286
VII. „	0,99	0,54	1,21	0,66
VIII. „	4,29	3,30	5,66	4,45

Die Länge der achten Segmente wurde nur indirekt bestimmt. Dieselben enthalten keine Teilungsfiguren mehr. Die Länge der nachfolgenden neunten Segmente wurde nicht bestimmt, da dieselben sich nicht ganz auf dem Präparate befanden, es konnte

jedoch aus der Länge ihrer Zellen geschlossen werden, daß in ihnen noch eine Streckung stattfindet. Somit sind hier das achte und neunte Segment als Streckungssegmente zu bezeichnen. In den ersten fünf Segmenten, wo in erster Reihe das Wachstum der Zellen mit ihrer Teilung verknüpft ist, steigen die Zuwächse mit dem Alter der Segmente sehr langsam. Im sechsten und siebenten Segmente gibt es weniger Teilungen, die Streckung geht schneller vor sich. Das achte Segment, in welchem keine Teilungen mehr vor sich gehen (höchstens nur in den innersten Rindenschichten und im Pericykel), zeigt die größte Streckung. Es ist dies eine allgemeine Erscheinung bei den Gefäßpflanzen, daß die Streckungsperiode von der meristematischen Periode abgetrennt ist.

Kehren wir nun zu unseren Dekapitationsversuchen zurück, so können wir aus den mitgeteilten Tatsachen ungefähr bestimmen, ob die den dekapitierten Wurzeln übrig gebliebenen wachstumsfähigen Segmente jenen Zuwachs, den sie nach der Dekapitation aufweisen, auch unter normalen Verhältnissen erfahren hätten. Wir wollen z. B. eine Wurzel nehmen, welcher neun Segmente samt der Terminalzelle abgeschnitten werden, und weiter annehmen, daß jedes Segment die Länge von 4 mm erreichen kann. Wir wollen weiter annehmen, daß diese Wurzel ähnliche Verhältnisse in bezug auf die Länge einzelner Segmente aufweist, wie die Wurzel, welche die in der Tabelle Seite 195 angegebenen Zahlen ergeben hat. Es wäre daher im Momente der Dekapitation das vierte Segment (linke Reihe) 0,110 mm lang. Dann könnten unter normalen Verhältnissen das vierte Segment noch um 3,89 mm, das fünfte um 3,725 mm, das sechste um 3,428 mm, das siebente um 2,68 mm, das achte um 1,36 mm sich verlängern. Zusammen würden die Zuwächse etwa 15 mm betragen. Wenn man die Fehler in Betracht zieht, welche sich in die Berechnung der Länge der älteren Segmente einschleichen können, so kann man sagen, daß dieser Wert sehr gut mit dem wirklich gemessenen Zuwachs (17 mm nach 16 Tagen, wo schon das Längenwachstum aufhört), übereinstimmt.

Wir kommen daher zum Schluß, daß die Dekapitation, wenn durch dieselbe die jüngsten Segmente der Wurzel abgetrennt werden, auf die Wachstumsfähigkeit der übrig gebliebenen Segmente keinen nennenswerten Einfluß hat, d. h. diese Segmente hätten dieselbe Länge erreicht, wenn sie sich unter normalen Bedingungen ohne Dekapitation weiter entwickelt hätten.

Anders verhält es sich mit der Teilungsfähigkeit. Da kann schon aus dem Umstande, daß im Callus sowie in der Zone des Transversalmeristems kürzere Zellen am Ende des Versuches zu beobachten sind, als diejenigen sind, welche man in den normal ausgewachsenen Wurzelteilen findet, geschlossen werden, daß im Durchschnitt in der verwundeten Wurzel zu Ende des Versuches auf dieselbe Länge mehr Zellen kommen als in einer normal ausgewachsenen Zone. So betrug in einer dekapitierten Wurzel 16 Tage nach der Verwundung die Länge der Zellen einer mittleren Rindenreihe im Callus und in dem jetzt schon seine Teilung einstellenden Transversalmeristem im Durchschnitt 0,09 mm, im normal ausgewachsenen Teile jedoch 0,38 mm. Der aus jenen kürzeren Zellen bestehende Teil (samt dem Callus) war etwa 2,5 mm lang. Es kann daher geschlossen werden, daß durch die Verwundung die Teilungsfähigkeit der meristematischen Zellen vergrössert wurde, wenn diese Zunahme der Teilungsfähigkeit auch nicht in allzu großem Maße stattgefunden hat.

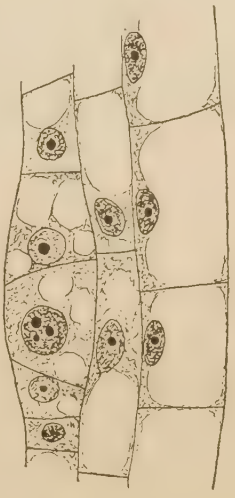


Fig. 157. — Seitenwurzelanlage in der Wurzel von *Asplenium decussatum*.

Da war es denn auch nicht ohne Interesse zu untersuchen, ob sich die Zahl der Initialen der Seitenwurzeln durch die Verwundung nicht vergrößern wird, d. h. ob die Dekapitation die Mutterwurzel zur Bildung von neuen Wurzelanlagen nicht anregen wird. Es war wirklich in einem Fall zu konstatieren, daß einige rhizogene Zellen sich nicht am vorderen Ende der betreffenden Segmente befinden. Es hat sich um eine dekapitierte Wurzel gehandelt, welche 16 Tage nach der Operation fixiert wurde. Sie wurde zufälligerweise so geschnitten, daß beide Reihen der rhizogenen Zellen in der nächsten Nähe des medianen Schnittes sich befanden. Ganz in der Nähe der Grenze zwischen dem Callus und dem Transversalmeristem (0,7 mm von derselben entfernt) befand sich eine Wurzelanlage, welche mitten im Segmente lag, was an dem ganz regelmäßigen anti- und periklinen Verlaufe der Zellwände zu erkennen war (Fig. 157). Ich erkläre mir die Sache so, daß die normale rhizogene Zelle in den Callus oder in das Transversalmeristem geriet (oder vielleicht bei der Dekapitation abgeschnitten wurde) und daß hierauf das betreffende Segment eine neue, sozusagen adventive Wurzel-

anlage entwickelte. Offenbar wurde das betreffende Segment zur Anlage einer neuen, adventiven rhizogenen Zelle durch die veränderten Zustände angeregt, welche in der Wurzel durch die Dekapitation geschaffen wurden. Dies ist darum interessant, weil die strenge Polarität des Segmentes durch einen äußeren Faktor gestört wurde, ähnlich etwa, wie die Polarität bei der Anlage der Spaltöffnungen (Miehe I) durch äußere Faktoren gestört werden kann. Ähnliches war in der betreffenden Wurzel auch in der anderen Initialenreihe zu beobachten.

Nägeli und Leitgeb haben bereits erkannt (I, p. 90), daß die Seitenwurzeln bei den Farnen ausschließlich in akropetaler Richtung angelegt werden und daß zwischen den bereits vorhandenen Anlagen keine neuen mehr entstehen, in analoger Weise, wie die jüngste Blattanlage an einem Zweige auch immer die oberste ist. Ob in dem von uns an dekapierter Wurzel beobachteten Fall, wo sich in einem Segment zwei Wurzelanlagen bildeten, eine Ausnahme von dieser Regel vorliegt, kann ich nicht angeben, da es mir nicht gelungen ist, die Zeit des Auftretens der beiden Wurzelanlagen festzustellen.

VI. Abnorme Kernteilungen in dekapitierten Farnwurzeln.

Es wurde betont, daß in den dekapitierten Farnwurzeln meist normale Kern- und Zellteilungen gefunden wurden. Eine einzige Wurzel machte eine Ausnahme, sie enthielt abnorme Kernteilungen. Es läßt sich hieraus schließen, daß derartige Abnormitäten ziemlich selten an Präparaten anzutreffen sind. Doch wird uns die Diskussion des beobachteten Falles belehren, daß vielleicht in jeder dekapitierten Wurzel diese abnormen Kernteilungen in einem bestimmten Stadium erscheinen können. Ob dem wirklich so ist, konnte ich bisher wegen Mangel an Material nicht entscheiden.

Die erwähnten Abnormitäten kamen in einer Wurzel von *Asplenium decussatum* vor, welche 9 Tage nach der Dekapitation fixiert wurde. Sie bestanden darin, daß in der Teilungszone, welche in dieser Wurzel von dem callusartigen Teile noch nicht streng geschieden war, ungewöhnlich große, relativ plasmareiche Zellen vorhanden waren, die ebenfalls ungewöhnlich große Kerne besaßen.

Die Kerne gaben bei ihrer Teilung einer abnorm großen Chromosomenzahl Ursprung, deren Anordnung in seltenen Fällen auch einige Unregelmäßigkeiten aufwies. Die Tochterkerne waren hier und da von unregelmäßiger Gestalt. Die ganze Erscheinung erinnerte mich in mancher Hinsicht an jene hyperchromatischen Teilungen, welche ich vor längerer Zeit in einer *Allium*-Wurzel beobachtet habe (Němec I).

Zunächst sollen die Abnormitäten an der Hand der nötigsten Figuren eingehender beschrieben werden.

1. Epidermis. Sowohl direkt an der Wundfläche als auch in einiger Entfernung von derselben (bis 0,4 mm) findet man zwischen normalen Zellen zerstreut abnorm große Zellen liegen, welche auch abnorm große Kerne enthalten. Die großen Zellen sind zwischen die kleineren, normalen, ziemlich regellos verteilt, doch ist ihre Zahl in der Nähe der Wundfläche am größten. Am besten sind sie an tangentialen Längsschnitten zu erkennen, wo man größere Gruppen von Epidermiszellen von der Fläche sieht (Fig. 158*a*). Da sieht man dann auch, daß überhaupt die Größe der Kerne und Zellen in der Epidermis sehr variiert und daß die abnorm und auffallend großen Zellen resp. Kerne mit normalen Zellen resp. Kernen durch alle Übergänge verbunden sind (Fig. 158). Die Kerne erscheinen von der Fläche gesehen, meist kreisförmig, in Wirklichkeit sind dieselben jedoch linsenförmig. Zuweilen sind ihre Umrisse unregelmäßig, selten kommen eingeschnürte Kerne vor. Sie enthalten mehrere Nukleolen (Fig. 158*b*, *c*), in der Struktur glichen sie normalen Kernen. Auch in ihrem relativen Plasmagehalt stimmen die großen Zellen mit den normalen überein. Selten kommen Zellen mit einem großen Kern vor, die eine unvollständige Scheidewand besitzen (Fig. 158*b*). Ich

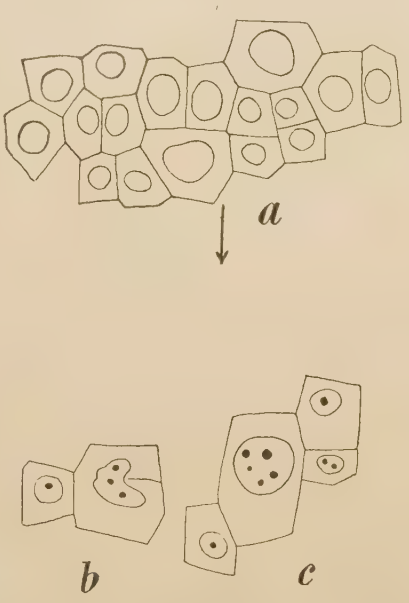


Fig. 158. — Abnorm große Zellen mit großen Kernen in einer dekapitierten Wurzel von *Asplenium decussatum*.

habe einige große Zellen und Kerne, wie man sie an tangentialen Schnitten sieht, gemessen, gleichzeitig auch immer eine normale Nachbarzelle. Sowohl für die Zellen als auch für die Kerne gebe ich nur ihren Längs- und Querdurchmesser an, da ich dieselben in den übrigen Richtungen natürlich nicht messen konnte. Es wird nämlich die Epidermis gegen die Wundfläche zu etwas dicker, man kann daher für die Zellen keine konstante Dicke annehmen, um ihre körperliche Größe zu berechnen. Für die Kerne ist dies noch weniger möglich. Eine Auftreibung der großen Zellen in der radialen Richtung habe ich nicht bemerkt. In der nachfolgenden Tabelle geben also die Zahlen die Längs- und Querdurchmesser der großen Zellen und ihrer Kerne sowie je einer normalen Nachbarzelle in mm an:

Große Zellen		Normale Zellen	
Kerne	Zellen	Kerne	Zellen
0,015 × 0,018	0,030 × 0,048	0,011 × 0,013	0,028 × 0,033
0,022 × 0,022	0,028 × 0,050	0,009 × 0,011	0,022 × 0,028
0,017 × 0,020	0,029 × 0,048	0,011 × 0,017	0,015 × 0,044
0,017 × 0,022	0,028 × 0,044	0,011 × 0,013	0,026 × 0,026
0,015 × 0,019	0,026 × 0,045	0,008 × 0,013	0,015 × 0,022
0,017 × 0,018	0,026 × 0,039	0,011 × 0,011	0,022 × 0,023
0,015 × 0,019	0,033 × 0,037	0,009 × 0,015	0,022 × 0,028
0,017 × 0,019	0,024 × 0,044	0,009 × 0,011	0,015 × 0,024
0,017 × 0,019	0,026 × 0,041	0,011 × 0,012	0,019 × 0,022
0,015 × 0,017	0,026 × 0,044	0,011 × 0,015	0,022 × 0,025

Zum Vergleiche sei noch angeführt, daß ein Kern in einer normalen Zelle (0,022 × 0,036), der sich im Spiremstadium befand und an dem schon die diarche Spindel angelegt war, 0,013 × 0,015 mm gemessen hat.

Aus dieser Tabelle läßt sich wohl auf ein bestimmtes obzwar nicht streng gleichmäßiges Verhältnis zwischen Zell- und Kerngröße schließen, obzwar das wahre Verhältnis erst dann ersichtlich wäre, wenn es möglich wäre, die betreffenden Zellen und Kerne auch körperlich zu messen. Weiter ist zu sehen, daß die großen Zellen von den normalen Nachbarzellen beträchtlich differieren.

Die Kernteilungen (es ist mir deren nur eine geringe Zahl zu Gesicht gekommen), boten in diesen großen Zellen nichts abnormes dar.

2. Rinde (samt der Endodermis), Perikambium. Auch in der Rinde kommen zerstreut zwischen normalen Zellen auffallend große Zellen vor, welche auch abnorm große Kerne enthalten. Diese Zellen liegen entweder isoliert zwischen normalen Zellen (Fig. 160), oder sie bilden größere Gruppen (Fig. 159), schließlich bilden sie auch mehrzellige Reihen, welche wohl durch Teilung einer einzigen Zelle entstanden sind. Sie kommen ebenfalls entweder direkt an der Wundfläche vor, oder in einiger Entfernung von derselben. Die größte Entfernung einer abnorm großen Zelle von der Wundfläche betrug jedoch nicht mehr als 0,5 mm. Diese Zellen sind entweder relativ ebenso plasmareich wie ihre Nachbarzellen, oder sie scheinen noch plasmareicher zu sein. Ihre Kerne sind ziemlich

Fig. 159.

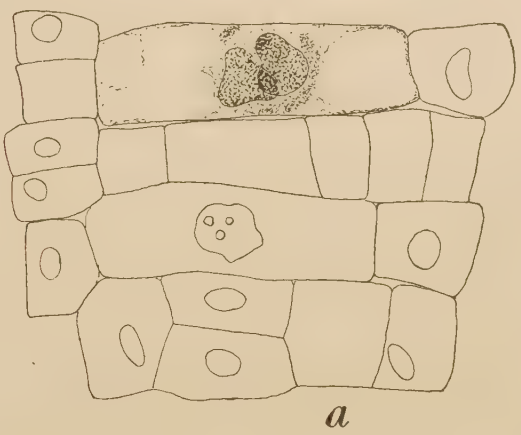


Fig. 160a.

Abnorm große Zellen mit großen Kernen in einer dekapitierten Wurzel von *Asplenium decussatum*.

selten regelmäßig rundlich, meist sind sie schwach amöbenförmig (Fig. 160) oder in einer Richtung gestreckt (Fig. 159). Ihre Struktur ist normal, sie enthalten jedoch mehr Nukleolen (Fig. 160) als normale Kerne, ebenso wie dies in den großen Zellen der Epidermis der Fall war. Auch hier sollen einige Zahlenangaben die Größe der großen Zellen und ihrer Kerne sowie die Größe je einer normalen Nachbarzelle anschaulich machen. Die Zellen geben die Längs- und Querdurchmesser der betreffenden Zellen und Kerne in mm an. Die ersten zehn großen Zellen

gehören der inneren Rinde und dem Perikambium, die weiteren sieben der äußeren Rinde an.

Große Zellen		Normale Zellen	
Kerne	Zellen	Kerne	Zellen
0,011 × 0,026	0,026 × 0,07	0,012 × 0,015	0,033 × 0,037
0,013 × 0,031	0,037 × 0,066	0,009 × 0,015	0,022 × 0,044
0,011 × 0,024	0,026 × 0,067	0,011 × 0,012	0,022 × 0,035
0,013 × 0,017	0,022 × 0,061	0,011 × 0,012	0,024 × 0,039
0,014 × 0,018	0,021 × 0,066	0,008 × 0,011	0,026 × 0,043
0,016 × 0,024	0,026 × 0,048	0,011 × 0,011	0,026 × 0,031
0,011 × 0,022	0,022 × 0,096	0,008 × 0,013	0,022 × 0,028
0,015 × 0,015	0,022 × 0,088	0,006 × 0,015	0,022 × 0,037
0,013 × 0,026	0,0 8 × 0,078	0,011 × 0,014	0,028 × 0,044
0,015 × 0,033	0,028 × 0,097		
0,011 × 0,024	0,033 × 0.057	0,008 × 0,011	0,019 × 0,035
0,013 × 0,022	0,033 × 0,055	0,008 × 0,011	0,022 × 0,028
0,017 × 0,019	0,022 × 0,055	0,011 × 0,012	0,022 × 0,033
0,015 × 0,019	0,033 × 0,048	0,011 × 0,011	0,034 × 0,039
0,013 × 0,017	0,033 × 0,044	0,006 × 0,013	0,022 × 0,028
0,013 × 0,017	0,033 × 0,041	0,006 × 0,013	0,033 × 0,033

Auch hier sind die Differenzen in der Größe der abnorm großen und normalen Zellen beträchtlich, obzwar die absoluten Dimensionen stark variieren.

Die Kernteilungen sind in diesen Zellen normal, bis auf die Chromosomenzahl. Dieselbe fand ich nämlich in einigen großen Zellen beträchtlich höher als in den normalen. Auffallend ist das, wenn sich in zwei Nachbarzellen Kerne teilen, wobei eine Figur normal ist, die andere eine abnorm hohe Chromosomenzahl aufweist, wie das in den auf Fig. 160 *b* dargestellten Zellen der Fall ist. Dabei ist zu bemerken, daß die obere Figur nicht vielleicht angeschnitten war, denn an den beiden Nachbarschnitten ließ sich nichts finden, was zu der Figur als Ergänzung angehören könnte. Die beiden Figuren sind also ganz, diejenige, welche sich in der größeren Zelle befindet, ist jedoch chromosomenreicher. Die Chromosomen lassen sich hier leider nicht zählen, da die Figuren den Schnitten parallel liegen und weil hier auch normale Teilungen relativ viele Chromosomen aufweisen (vgl. Rosen I, Hof I, Zimmermann I). Neben solchen hyperchromatischen Figuren waren auch große Zellen zu beobachten, deren Figuren — soweit man dies abschätzen konnte — eine normale Chromosomenzahl

besaßen. Die Chromosomen machen dann häufig den Eindruck, daß sie dicker sind, als jene, welche in normalen Zellen vorkommen. Die Tochterkerne erscheinen in hyperchromatischen Zellen schon bei ihrer Rekonstruierung relativ groß, sie haben häufig zunächst eine ganz unregelmäßige, amöbenförmige Form (Fig. 160), was bei normalen Teilungen niemals der Fall ist.

3. Zentralstrang (Plerom). Am auffallendsten sind die großen Zellen im Zentralstrang, wo sie besonders große Kerne enthalten. Es ist wichtig, daß sich da nachweisen läßt, daß sie meist von den großen Gefäßanlagen abstammen. Unter normalen Verhältnissen erleiden diese Zellen in dem Segmente bloß eine einzige Querteilung und teilen sich weiter nicht (vgl. Nägeli und Leitgeb I, van Tieghem und Douliot I, Rosen I). Sie müssen daher bald beträchtlich heranwachsen. Gleichzeitig damit vergrößert sich stark auch ihr Kern. Das wird aus den nachfolgenden Zahlenangaben gut zu sehen sein. Dieselben geben den Längs- und Querdurchmesser (in mm) von einer Reihe solcher Zellen an, welche sich in einer intakten rel. Hauptwurzel von *Asplenium decussatum* durch vier aufeinander folgende Segmente zog. Im ersten von diesen Segmenten (es war dies, von der Terminalzelle gerechnet, das dritte Segment) hat die Gefäßanlage noch nicht die Querteilung erfahren.

Fig. 160 b. — Abnorm große Zellen mit einer hyperchromatischen und normalen Teilungsfigur in einer dekapit. Wurzel von *Asplenium decussatum*.

	Kerne	Zellen
3. Segment	0,015 × 0,017	0,025 × 0,037
4. Segment	0,015 × 0,019 0,012 × 0,023	0,028 × 0,046 0,037 × 0,052
5. Segment	0,015 × 0,024 0,015 × 0,028	0,037 × 0,070 0,037 × 0,103
6. Segment	0,015 × 0,034 0,017 × 0,038	0,037 × 0,143 0,037 × 0,264

Die körperliche Größe der Kerne zu bestimmen ist hier besonders aus dem Grunde schwierig, weil dieselben durch längsverlaufende Rinnen (Němec III) versehen sind. Die Zellen haben schief gestellte Querwände, es wurde daher ihre Längsachse ge-

messen und nicht die Entfernung ihrer äußersten Spitzen. Die Kerne der Gefäßanlagen wachsen gleichzeitig mit dem Längenwachstum der Zellen heran (obzwar diesem Wachstum nicht proportional) und erreichen schließlich große Dimensionen. Sie übertreffen noch die Kerne der großen Zellen, welche in der Rinde vorkommen. Hingegen lassen sie sich gut mit Kernen der großen Zellen vergleichen, welche im Plerom der dekapitierten Wurzel von *Asplenium decussatum* erscheinen. Hier seien zunächst die Zellen- und Kerndurchmesser von zwei Zellenreihen angegeben, welche sich von der Wundfläche an bis zur typischen Gefäßanlage verfolgen ließen.

Erste Reihe		Zweite Reihe	
Kerne	Zellen	Kerne	Zellen
0,011 × 0,015	0,037 × 0,044	0,021 × 0,044	0,033 × 0,132
0,013 × 0,022	0,044 × 0,098	0,015 × 0,028	0,033 × 0,095
0,017 × 0,025	0,028 × 0,078	0,017 × 0,022	0,033 × 0,078
0,015 × 0,026	0,030 × 0,087	0,015 × 0,033	0,033 × 0,165
0,012 × 0,019	0,031 × 0,048		
0,018 × 0,022	0,041 × 0,054		
0,024×0,033	0,028 × 0,066		
0,017 × 0,035	0,033 × 0,098		
0,023 × 0,035	0,033 × 0,242		

Die zwei ersten Zellen der ersten Reihe waren plasmaarm (das Cyptoplasma bildete bloß einen dünnen Wandbeleg), auch ihre Kerne waren relativ klein. Die übrigen Zellen waren plasmareich. Die fett gedruckten Zahlen beziehen sich auf einen Kern, welcher sich zur Teilung anschickte und ein Spirem enthielt. Daher auch die Größe des betreffenden Kernes. Die Kerne dieser großen Zellen sind gewöhnlich in einer Richtung etwas gestreckt, die ruhenden Kerne sind häufig von unregelmäßiger Gestalt. Hingegen sind jene, welche sich zur Teilung anschicken, meist von ganz regelmäßiger (kugeliger, ellipsoider) Gestalt. Die Kerne enthalten mehrere Nukleolen.

Außer den großen Zellen, welche sicher Nachkommen von Gefäßanlagen sind, kommen im Zentralstrang unserer Wurzel noch große Zellen vor, welche aus anderen Elementen des Pleroms entstanden sind. Ihre Größe ist ebenfalls bedeutend, ihre Kerne haben zuweilen eine unregelmäßige Form, in kleineren hypertrophierten Zellen sah ich auch angeschnürte, wie im Stadium einer Diatmese sich befindende Kerne.

In den großen Zellen des Zentralstranges konnten ziemlich viele Teilungsfiguren beobachtet werden. Dieselben waren entweder normal, oder, was häufiger der Fall war, sie waren auffallend hyperchromatisch. Dies ließ sich sowohl an Figuren, welche von der Seite zu sehen waren, feststellen, als auch an solchen, welche man von oben betrachten konnte, wo daher die Kernplatten von der Fläche zu sehen waren. In Fig. 161 *c* und *d* ist eine normale neben einer hyperchromatischen Kernplatte (von der Fläche gesehen) bei gleicher Vergrößerung dargestellt. In den Figuren 161 *a* und *b* sieht man eine normale neben einer hyperchromatischen

Fig. 161. — Hyperchromatische und normale Teilungsfiguren in einer dekapitierten Wurzel von *Asplenium decussatum*.

Kernplatte in Seitenansicht. Die Unterschiede in der Chromosomenzahl sind auffallend. Die Äquatorialplatten waren meist nicht eben, sondern gekrümmt (Fig. 161 *e*), zuweilen auch ganz unregelmäßig (Fig. 161 *f*). In weiter vorgeschrittenen Figuren erschienen die Chromosomen in zwei etwa gleich große Gruppen geteilt, die Rekonstruktion der Tochterkerne führte meist zunächst zu unregelmäßig geformten Kernen.

Über die Chromosomenzahl kann ich ziemlich wenig sicheres sagen, da die Zählung hier schwierig ist. Soviel war mir sicher, daß dieselbe die zweifache normale Zahl in einigen Figuren über-

stieg, in anderen konnte sie etwa zweimal so viel betragen, wie in normalen Figuren. In Fig. 161 *ab, cd, gh* sind nebeneinander einige hyperchromatische Figuren bei gleicher Vergrößerung gezeichnet, um wahrscheinlich zu machen, daß die Chromosomenzahl in den abnormen Figuren unregelmäßig variiert. Weiter seien hier noch Resultate von Chromosomenzählungen angeführt, obzwar dieselben, wie nochmals bemerkt werden muß, bloß annähernd richtig sein können.

Normale Kernteilungen: 30, 32, 36, 38, 40.
Hyperchromatische K.: 70, 72, 84, 90, 96, 120.

In einigen Fällen ließ sich feststellen, daß eine hyperchromatische Teilungsfigur in einer Gefäßanlage liegt, die nach der Dekapitation noch keine Teilung erfahren hat. Es ist dies daraus ersichtlich, daß derartige Zellen lang sind und beträchtlich schief gestellte Querwände besitzen. So waren hyperchromatische Teilungen in Zellen zu beobachten, deren Länge 0,154, 0,176, 1,980, 0,213, 0,231 mm betrug.

Es fragt sich, wie die soeben beschriebenen großen Zellen mit ihren hyperchromatischen Teilungsfiguren entstanden sind. Aus dem Umstande, daß dieselben in der Epidermis, in der Rinde sowie auch im Plerom vorkommen, läßt sich auf eine gemeinsame Ursache derselben schließen, welche wohl mit der Dekapitation direkt oder indirekt zusammenhängt. Wir müssen daher die hier in Betracht kommenden Folgen der Dekapitation diskutieren. Dieselbe ist mit einer Verwundung verbunden und es sind schon mehrere Erscheinungen als Folgen der Verwundung bekannt gemacht worden, welche mit den oben beschriebenen Abnormitäten in Zusammenhang stehen könnten.

Zunächst tritt fast allgemein als Folge der Verwundung eine Hypertrophie der Zellen auf, wir haben eine solche auch in dekapitierten Farnwurzeln beobachtet. Doch sind für gewöhnlich derartige hypertrophierte Zellen relativ plasmaarm und auch ihre Teilungsfähigkeit ist nicht groß, sie verschwindet nämlich bald. Aber wenn die Hypertrophie in einem verwundeten meristematischen Gewebe recht früh nach der Verwundung vor sich geht, so könnten große und relativ plasmareiche Zellen entstehen. Etwas Ähnliches geschieht unter normalen Verhältnissen im Wurzelplerom, und zwar in jenen Zellen, welche später zu den großen Gefäßen werden. Dieselben beginnen sehr früh stark zu wachsen und bleiben dabei relativ plasmareich, wogegen die übrigen Zellen der Wurzel, wenn

sie sich strecken, gleichzeitig relativ plasmaarm werden. Tatsächlich sind die Gefäßanlagen, welche durch die Dekapitation zur Teilung angeregt wurden und auch abnorme Teilungen aufweisen, etwa so plasmareich, wie sie in den intakten Wurzeln sind. Wie diese Zellen ihren normalen Plasmareichtum auch nach der Verwundung behalten können, so könnte dem auch in den Rinden- und Epidermiszellen sein.

Neben dieser Zellgröße und dem relativ großen Plasmareichtum ist noch in den oben beschriebenen Zellen die abnorme Größe des Zellkernes auffallend. Nestler (I) hat Fälle beschrieben, wo infolge einer Verwundung hier und da die Kerne hypertrophierten. Es könnte sich da um ein einfaches Heranwachsen der Kerne handeln, welches entweder direkt durch die Verwundung ausgelöst wurde, oder korrelativ mit dem Wachstum der Zelle und ihrer Plasmamasse in hypertrophierten Zellen vor sich gegangen ist. Aber es gibt noch eine dritte Möglichkeit. Es ist bekannt, daß durch mechanische Affektion Kerne zum Übertritt aus einer Zelle in die andere gezwungen werden können (Miehe II, Körnicke I). Ich habe dann wahrscheinlich zu machen versucht, daß in den durch den Kernübertritt zweikernig gewordenen Zellen Kerne verschmelzen und dadurch abnorm groß werden können.

Welche von diesen drei Möglichkeiten für die abnorm großen Kerne in der dekapitierten Wurzel von *Asplenium decussatum* Geltung hat, läßt sich zwar mit absoluter Sicherheit nicht entscheiden, aber mit großer Wahrscheinlichkeit läßt sich erweisen, daß die Kerne zunächst korrelativ mit der Zelle und ihrer Plasmamasse herangewachsen sind, wobei das Heranwachsen der Zelle selbst entweder auch normal stattfindet, oder durch die Verwundung ausgelöst wird.

Wir müssen dabei von den Gefäßanlagen ausgehen. Nachdem dieselben ihre letzte Teilung, bei welcher die normale Chromosomenzahl erscheint, durchgemacht haben, stellen sie schon relativ große Zellen mit großen Kernen vor. Im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung wird dann der Kern noch größer. Wenn nun die Wurzel dekapitiert wird, so werden dadurch die Gefäßanlagen, wenigstens jene, welche der Wundfläche nahe liegen, zur weiteren Teilung angeregt. Es lassen sich sicher einige große Zellen des Pleroms von Gefäßanlagen ableiten, wobei dieselben ihre Größe, ihren Plasmareichtum sowie die abnorm großen Dimensionen des Zellkernes behielten. Weiter ist sicher festzustellen, daß die Gefäßanlagen

schon bei ihrer ersten Teilung nach der Verwundung eine stark hyperchromatische Figur aufweisen können. Für das Plerom kann daher mit großer Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß eine starke Hypertrophie des Zellkernes (auch wenn sie schon unter normalen Verhältnissen stattgefunden hat) bei nachträglicher Kernteilung mit einer abnorm hohen Chromosomenzahl verbunden ist; d. h. ein stark hypertrophierter Kern gibt hier auch einer abnorm großen Chromosomenzahl Ursprung. Diese große Chromosomenzahl kann auch bei den Nachkommen dieser Kerne resp. Zellen erhalten bleiben, doch soll schon hier bemerkt werden, daß dem nicht immer so sein muß.

Durch eingehende Untersuchung der die abnormen Kernteilungen aufweisenden Wurzel ließ sich feststellen, daß alle Reihen der Gefäßanlagen, soweit sie Teilungsfiguren aufwiesen, hyperchromatisch waren, und daß alle durch derartige Teilungen entstandenen Zellen groß und plasmareich waren, sowie große Kerne enthielten. Es ist daher nicht nötig, für diese Zellen irgend welche andere Erklärungen ihres abnormen Verhaltens zu suchen. Wenn die Gefäßanlagen die Fähigkeit haben, hyperchromatische Teilungsfiguren auszubilden, und ihre Eigenschaften eine Zeit lang auf ihre Nachkommen zu übertragen, so ist die ganze Erscheinung leicht zu begreifen. Daneben gab es aber sowohl im Zentralstrang, als auch in der Rinde große Zellen mit großen Kernen oder hyperchromatischen Teilungen, welche sicher von ihresgleichen nicht abstammen, vielmehr erst nach der Verwundung ihre abnormen Eigenschaften angenommen haben. In der ganzen Wurzel gibt es unter normalen Verhältnissen keine so großen und mit großen Kernen versehene Zellen, von welchen die großen Zellen unserer Wurzel abstammen könnten. Die Größe dieser Zellen kann leicht als Folge der Verwundung erklärt werden, es kommen ja auch sonst im callusartigen Teile der verwundeten Wurzel abnorm große Zellen vor. Aber diese Zellen enthalten für gewöhnlich Kerne von normaler Größe. Dies läßt sich begreifen, wenn man bedenkt, daß diese Zellen relativ plasmaarm sind; es ist sicher, daß die Größe des Zellkernes nicht nur mit der Zellgröße, sondern auch mit der in der Zelle enthaltenen Plasmamenge zusammenhängt. Tatsächlich sind die abnormen Zellen unserer dekapitierten Wurzel nicht nur groß, sondern auch plasmareich, diese beiden Umstände könnten bewirkt haben, daß auch der Kern abnorm herangewachsen ist. Der Umstand, daß diese Zellen plasmareich sind, könnte so erklärt

werden, daß es sich um noch meristematische, teilungsfähige Zellen handelt, welche sich in einer gut ernährten Wurzel befinden, in welcher die plastischen Substanzen infolge der Dekapitation aufgestaut sind, so daß auch die abnorm heranwachsenden Zellen plasmareich bleiben können.

Da muß man jedoch bedenken, daß die eben beschriebenen Vorgänge bloß in einer Wurzel beobachtet wurden. Warum sind dieselben auch in den übrigen Wurzeln nicht erschienen? Die Antwort kann natürlich auf Grund des vorliegenden Tatsachenmaterials nicht eindeutig sein. Es könnte sein, daß zufällig die übrigen Wurzeln nicht so gut ernährt wurden, oder daß infolge der Verwundung der Strom der plastischen Stoffe, welcher in dieselben unter normalen Bedingungen fließt, früh abgeschwächt wurde. Aber es ist auch möglich — und mir scheint es sehr wahrscheinlich zu sein —, daß auch in anderen Wurzeln ähnliche abnorme hyperchromatische Teilungen vor sich gehen, daß die ganze Erscheinung jedoch von einer vorübergehenden Dauer ist. In den übrigen Wurzeln teilen sich ja die Gefäßanlagen auch, es erscheinen auch sonst abnorm große Zellen. Aber die Nachkommen jener Gefäßanlagen werden immer kleiner (Fig. 154, 155), bis sie ebenso wie ihre Kerne, die Größe normaler Zellen erreichen. Es könnte sein, daß hier ursprünglich ebenfalls hyperchromatische Teilungen vor sich gegangen sind, daß dieselben jedoch durch normale Teilungen abgelöst wurden. Kurz gesagt, es könnte eine Reduktion der Kernsubstanz eingetreten sein. Ebenso wie die Regenerationsvorgänge nicht in allen Wurzeln absolut gleichmäßig vor sich gehen, kann es auch mit der Reduktion (dieses Wort im weitesten Sinne gebraucht) sein. Ich will die verschiedenen Möglichkeiten hier nicht weiter ausführen, die Sache wird sich ja durch direkte Untersuchungen erklären lassen.

Es ist bekannt (Nestler I), daß infolge der Verwundung die Kerne abnorm heranwachsen können. In unserem Fall ist jedoch nicht nur der Kern, sondern auch die Zelle abnorm herangewachsen, wir könnten daher höchstens annehmen, daß sich hier das abnorm starke Wachstum des Kernes mit jenem der Zelle kombiniert.

Ebenso könnte die Annahme, daß die abnorme Größe der Zellen durch den Übertritt eines Kernes aus der Nachbarzelle, worauf dann beide verschmolzen sind (Němec VIII), zu stande gekommen ist, bloß die Größe der Kerne erklären. Ein nachträgliches Wachstum der Zelle, welches etwa jenem ähnlich wäre, wie es

Gerassimow (I) in *Spirogyra*-Zellen mit Überschuß an Kernsubstanz beobachtet hat, ist bei Zellen, die sich in einem allseitigen Gewebeverband befinden, nicht gut ohne größere Störungen der betreffenden Gewebe (von Wasielewski I) denkbar. Außerdem fällt da ins Gewicht, daß hier der Kernübertritt in sehr vielen Zellen vor sich gegangen sein müßte, wogegen in den übrigen Wurzeln, die in genau derselben Weise verwundet wurden, keine vorhanden wären.

Soviel ist sicher, daß eine Hypertrophie des Zellkernes zur hyperchromatischen Teilung führen kann. Doch muß das nicht bei jeder Hypertrophie der Fall sein. Die großen Zellen in der Epidermis, ja auch einige in der Rinde, teilen sich normal (d. h. die Teilungsfiguren besitzen die normale Chromosomenzahl), obzwar ihre Kerne ebenfalls hypertrophiert waren. Es ist sicher, daß die Kerngröße in bestimmten Grenzen variieren kann, ohne daß dies auf die Chromosomenzahl irgend welchen Einfluß hätte. Es genügt, nur die Kerne der meristematischen Zellen der Stamm- und Wurzelspitze, sowie diejenigen der generativen Zellen zu vergleichen, um sich davon zu überzeugen. Es ist daher möglich, daß erst ein beträchtliches Heranwachsen der Kerne, wobei eine bestimmte Grenze überschritten werden muß, eine Vergrößerung der Chromosomenzahl zur Folge hat. Es ist auch denkbar, daß diese Grenze — durch Selbstregulation — in Kernen, deren Teilungsfähigkeit für die Pflanze irgend welche Bedeutung hat, nicht überschritten wird. In den Gefäßanlagen der untersuchten Farnwurzeln liegen jedoch Zellen vor, welche sich unter normalen Bedingungen nach ihrer Querteilung nicht mehr teilen und ziemlich früh absterben. Sie müssen jedoch beträchtlich heranwachsen, sie müssen später ganz kompliziert strukturierte Membranschichten ausbilden, an welchen Prozessen der Kern wohl beteiligt ist (ob passiv oder aktiv, ist hier nicht entscheidend), es wäre daher nicht unbegreiflich, wenn hier beim Heranwachsen des Zellkernes die erwähnte Grenze überschritten wäre.

Es ist jedoch nötig, jene Hypertrophie des Zellkernes, welche eine Vermehrung der Chromosomenzahl während der Teilung zur Folge hat, näher zu präzisieren. Es könnte der Kern so wachsen, daß sich nur einer seiner Bestandteile vermehrt, z. B. der Kernsaft. Derartig hypertrophierte Kerne würden dann offenbar den Eindruck einer relativen Substanzarmut erwecken. Andererseits könnten sich während der Hypertrophie bloß die chromatischen Substanzen ver-

mehren, der Kern würde dann substanzreich (nach Anwendung der gewöhnlichen Tinktionsmethoden) aussehen. Es ist möglich, daß nur diese Hypertrophie und dann noch solche, wo sich alle Kernbestandteile in gleichem Maß vermehren, eine Vermehrung der Chromosomenzahl nach sich zieht. Die hypertrophierten Kerne unserer Wurzel hatten normale Struktur, auch war ihr Substanzreichtum etwa so groß wie in normalen Kernen. Es ist daher höchst wahrscheinlich, daß an ihrer Hypertrophie alle ihre Bestandteile in gleichem Maß beteiligt sind.

Asplenium decussatum eignet sich nicht gut zur Feststellung der Chromosomenzahl. Soviel läßt sich annehmen, daß dieselbe nicht in allen hyperchromatischen Teilungsfiguren gleich ist. Die Ursachen dieses verschiedenen Verhaltens einzelner Teilungsfiguren werden sich hoffentlich an einem besser geeigneten und reichlicheren Material feststellen lassen.

Wir haben sicher feststellen können, daß in einigen großen Pleromzellen der hypertrophierte Kern einer vermehrten Chromosomenzahl Ursprung gibt. Dies ist eine Tatsache, welche mir von einem großen theoretischen Interesse zu sein scheint. Es ist zwar mehrfach schon beobachtet worden, daß die Chromosomenzahl auch in meristematischen Geweben nicht streng konstant ist. Schon in einem normalen Gewebe kann die Variation, wie ich aus reichlicher Erfahrung sagen kann, ganz auffallend sein. Eine namhafte Steigerung der Chromosomenzahl tritt jedoch im normalen Entwicklungsgange der Pflanze nur als Folge von Kernverschmelzungen auf, auch wenn es sich um ungeschlechtliche Verschmelzungen handelt (Němec VIII). Hingegen ist eine normal im Entwicklungsgange der Pflanze vor sich gehende beträchtliche Erhöhung der Chromosomenzahl in vegetativen Zellen nicht bekannt. Zwar haben Guignard (I), Sargant (I) und Mottier (I) einen Fall von unvermittelter Chromosomenvermehrung beschrieben, und zwar bezieht sich dieser Fall auf den unteren Embryosackkern von *Lilium*. Strasburger (I) bemerkt jedoch, daß es sich hier um einen ganz besonderen Fall handelt, in welchem eine zweimalige Längsspaltung des Zellkerns mit einer einzigen Kernteilung verbunden wäre. Jedenfalls ist dieser Fall ganz merkwürdig. Es ist möglich, daß ähnliche Vorgänge auch in einigen Fällen der Parthenogenesis, resp. der Apogamie vorliegen. Es ist weiter möglich, daß in einigen Fällen der sog. Parthenogenesis keine Reduktion der Chromosomen eintritt, wie das Strasburger (I) für die parthenogenetischen

Eualchimillen nachgewiesen hat, oder daß ein Vorgang stattfindet, wie ihn Farmer et cons. (I) beschreiben. Aber es ist möglich, daß auch eine Apogamie ohne solche Kernverschmelzungen vorkommt und daß es eine generative Parthenogenesis gibt (Winkler II), bei welcher Zellen mit Kernen, die nach einer Chromosomenreduktion sich rekonstruiert haben, einer Generation mit normaler Chromosomenzahl Ursprung geben. Winkler (l. c. p. 379) nimmt da eine „regenerative Verdoppelung der Chromosomen" an. Die Frage ließe sich wohl durch cytologische Untersuchung der experimentell erzielten Parthenogenesis bei *Marsilia* (Nathansohn) lösen. Wir sehen, daß eine Chromosomenvermehrung auch ohne vorgehende heterotypische Teilung (wie das im Embryosack von *Lilium* der Fall ist) zu stande kommen kann. Sie kann als Folge eines übermäßigen Kernwachstums, welches eine bestimmte Grenze überschritten hat, erscheinen. Dieses Wachstum kann mit der Vergrösserung des dem Kerne zugehörigen Cytoplasmas, welches durch ein erhöhtes Zellwachstum begleitet werden kann, zusammenhängen, und dieses kann mit einer erhöhten Ernährung der Zelle in Verbindung stehen.

Es war mir auch möglich, mehrere Spiremstadien von (höchst wahrscheinlich) hyperchromatischen Teilungen zu untersuchen. Der Chromatinfaden (ich will nicht behaupten, daß es sich um einen einzigen, kontinuierlichen Faden gehandelt hat) war da einfach, bis zur Äquatorialplatte war da nichts von einer Längsspaltung zu bemerken. Die abnorm große Chromosomenzahl ist hier also schon bei der Querteilung der Spireme entstanden. Dies ist wichtig zu konstatieren, da die regenerative Verdoppelung der Chromosomen auch auf eine andere Weise zu stande kommen könnte, nämlich durch eine doppelte Längsspaltung während einer Kernteilung. Dieser Vorgang wäre dadurch gekennzeichnet, daß bei ihm eine doppelte Chromosomenzahl den Tochterkernen Ursprung geben würde. Hingegen wäre es schwierig zu erklären, wie es möglich ist, daß durch Querteilung der Spiremfädchen eine doppelte Chromosomenzahl zu stande kommt. Diesbezügliche Hypothesen aufzustellen, hätte keine Bedeutung, wenn man nicht weiß, ob tatsächlich irgendwo im Pflanzenreiche eine solche Verdoppelung der Chromosomenzahl vorkommt.

VII. Regenerationserscheinungen bei Ficaria verna, Dendrobium nobile, Allium cepa und Euphorbia lathyris.

In diesem Kapitel sollen Versuche besprochen werden, welche an einigen Pflanzenarten angestellt wurden, die durch einige spezifische Eigenschaften ausgezeichnet sind, welche hoffen ließen, daß man bei denselben zu abweichenden oder bemerkenswerten Resultaten gelangen wird.

In erster Reihe wurden Dekapitationsversuche an jungen Wurzelknollen von *Ficaria verna* angestellt. Die jungen Knollen gleichen typischen Wurzeln, bloß daß sie von Anfang an ein wenig dicker erscheinen. Sie besitzen an ihrem Scheitel eine deutliche Wurzelhaube, deren Durchmesser allerdings ganz gering ist. Wurden 1,5—2,5 mm langen Wurzeln die äußersten Spitzen abgeschnitten, wobei der Schnitt ganz dicht hinter dem Transversalmeristem[1]) geführt wurde, so war nach vier Tagen eine neue Haube und natürlich auch ein neues Transversalmeristem entwickelt.

Wurde jedoch der Schnitt etwa 0,3 mm hinter dieser Zellgruppe geführt, so erfolgte keine Regeneration mehr. Bei längeren Wurzeln, die ungefähr 5—7 mm lang waren, beobachtete ich überhaupt keine Neubildung der Wurzelspitze und auch keine Seitenregeneration nach einer medianen Spaltung.

In einer Wurzel, die 5 mm lang war, fand ich drei Tage nach der Verwundung nachfolgende Verhältnisse: Die Wundfläche war konvex, weil der Zentralstrang durch stärkeres Wachstum ein wenig vorgeschoben war. Die an die Wundfläche angrenzenden Zellen waren ein wenig vergrößert, enthielten keine Teilungsfiguren, dagegen kleine, diffus im Plasma verteilte Stärkekörner. Dieselben waren ebenso wie die Kerne unter dem Einfluß der Schwerkraft nicht beweglich. Im übrigen Wurzelmeristem waren noch ziemlich viele Teilungsfiguren zu beobachten, besonders im Plerom. Die Wurzeln haben sich nach der Verwundung merklich, etwa um 1 mm, verlängert. Wurden längere Wurzeln dekapitiert, so war

[1]) So bezeichne ich der Kürze wegen die Initialengruppe, in welcher, wie Schoute (I p. 63) angibt, eine unregelmäßige Teilung stattfindet. Die hier gebildeten Zellen reihen sich erst später, bei ihrer Streckung und durch zahlreiche Querteilungen in Längsreihen.

an denselben drei oder vier Tage nach der Verwundung ein starkes Dickenwachstum zu beobachten, sie nahmen die Form der Wurzelknollen an.

Die Pflanzen wurden in Sägespänen im Institut selbst kultiviert. Es ist nicht unmöglich, daß sie ein wenig unter dem Einfluß der verdorbenen Atmosphäre litten. Doch beweist der Umstand, daß jüngere Wurzelknollen regenerierten, daß dieser Einfluß nicht entscheidend war. Jedenfalls verhalten sich junge Wurzeln anders als die älteren, obzwar noch nicht knollenartig anschwellenden Knollenanlagen. Jene vermögen nach einer Dekapitation zu regenerieren, diese nicht, obzwar sie noch teilungsfähige Zellen enthalten und ein Längenwachstum aufweisen.

Von besonderem Interesse waren für mich die an *Dendrobium nobile* angeführten Versuche. Ihre Luftwurzeln enthalten in der Haube keine Statolithenstärke (Haberlandt II, Tischler I), daher wäre es wichtig zu erfahren, wie sich hier die Verhältnisse in der provisorischen Haube gestalten würden. Die Versuche wurden in den Monaten Februar und März im Warmhause ausgeführt. Die Wurzeln zeigten ein schwaches Wachstum. Mir ist es nie gelungen, an ihnen nach einer Dekapitation eine Neubildung der Spitze zu beobachten. Die Bildung des Velamens näherte sich allmählich oft bis auf nur 0,5 mm zur Wundfläche, allmählich sank auch das Längenwachstum. Eine Regeneration trat nicht einmal 14 Tage nach der Verwundung auf. Ich versuchte es nun, dieselbe durch Anschneiden der Wurzeln hervorzurufen, aber auch dies war umsonst. Durch mikroskopische Untersuchung wurde festgestellt, daß in solchen Wurzeln noch Zellteilungen vor sich gehen, aber es findet keine Regeneration statt. Ganz kurz sollen hier die Verhältnisse in zwei Wurzeln beschrieben werden, wie ich sie sechs Tage nach der Verwundung fand.

Bei einer Wurzel ist der Einschnitt beträchtlich tiefer als zur Mitte des Pleroms eingedrungen und 0,7 mm vom Vegetationspunkt entfernt. Die Wundflächen bleiben zu einander ungefähr parallel. Die direkt an dieselben angrenzenden Zellen sind nicht hypertrophisch und callusartig. Wohl sind in ihnen die Kerne zur Wundfläche verschoben, in einigen habe ich auch eine Hypertrophie der Zellkerne (vgl. Nestler I) gesehen. Doch deutete nichts auf eine Regeneration hin, in der ganzen Wurzelspitze gab es äußerst spärliche Kernteilungen.

In einer anderen Wurzel war der Einschnitt sechs Tage nach der Verwundung nur 0,3 mm vom Vegetationspunkt entfernt und reichte ebenfalls über die Mitte des Pleroms. Die Wundflächen klaffen ein wenig von einander, da die Wurzelspitze ein wenig zur Seite gekrümmt ist. An der oberen Wundfläche läßt sich deutlich sehen, daß die mittleren Rindenschichten viel stärker in die Länge wachsen als das Plerom und die äußerste Zellschicht des Dermatogens. Die der Wundfläche anliegenden Zellen sind nicht hypertrophisch, zahlreiche von ihnen enthalten Teilungsfiguren, die meist mit der Längsachse der Wurzel parallel stehen. Die Teilungen sind karyokinetisch, normal. In der unter dem Einschnitte befindlichen Spitze gab es keine Teilungen mehr.

Wie schon erwähnt wurde, regenerierten die Wurzeln von *Dendrobium* nicht.[1]) Ich habe dieselben 20 Tage nach der Verwundung untersucht, aber sie enthielten keine Figuren mehr, die der Wundfläche anliegenden Zellmembranen zeigten diejenigen Eigenschaften, welche Lopriore (I p. 213) in verwundeten Wurzeln fand. Durch diese Membranen wurde die Wunde gewissermaßen an ihrer Oberfläche verschlossen, eine wirkliche Heilung trat nicht ein. Ich will nicht behaupten, daß die Wurzeln überhaupt nicht zu regenerieren vermögen. Vielleicht darf der Schnitt nur in der nächsten Nähe des Vegetationspunktes geführt werden, wenn eine Regeneration eintreten soll, ähnlich, wie das bei *Allium cepa* der Fall ist.

Allium cepa hat für mich nur deshalb ein Interesse gehabt, weil ihre meristematischen Zellen große Kerne und sehr deutliche Teilungsfiguren besitzen, deren Studium vom cytologischen Standpunkte wichtig sein konnte, besonders wenn irgend welche Abnormitäten bei der Teilung erscheinen sollten. Daß dekapitierte Wurzeln von *Allium cepa* regenerieren, hat bereits Hušek (I) festgestellt, Simon bestätigt diese Angabe und führt richtig an, daß eine Regeneration nur dann eintritt, wenn sehr wenig vom Wurzelmeristem genommen wird. Ich habe die Wurzeln, an welchen ich die Regenerationsvorgänge untersuchte, in Sägespänen kultiviert, weil, wie ich mich oft überzeugen konnte, in Wasser die verwundeten Wurzelspitzen leicht abzusterben beginnen.

Die Regeneration geht bei *Allium* in ähnlicher Weise vor sich, wie bei *Zea Mais*. Doch habe ich beobachtet, daß sich bei

[1]) Auch Lopriore hat an Orchideenwurzeln höchstens eine unvollkommene Seitenregeneration beobachten können.

Allium die provisorische Wurzelhaube ziemlich spät differenziert, zwei Tage nach der Verwundung ist sie noch gar nicht angelegt, und auch einen Tag später ist sie schwach entwickelt. Da sieht man, daß der Zentralstrang bedeutend stärker wächst und sich hervorwölbt (Fig. 162), im Periblem bleiben am meisten die mittleren Zellschichten im Längenwachstum zurück. Die der Wundfläche nahe liegenden Periblemzellen werden plasmaarm und hypertrophisch (Fig. 162 *PH*), an der Grenze zwischen ihnen und dem Wurzelmeristem differenziert sich eine neue Epidermis, deren Außenwände durch schräg verzogene Querwände gebildet werden (*D*). Im Perikambium waren spärlich wirkliche Bogenteilungen zu sehen. Der neue Vegetationspunkt bildet sich aus dem ganzen Plerom direkt aus.

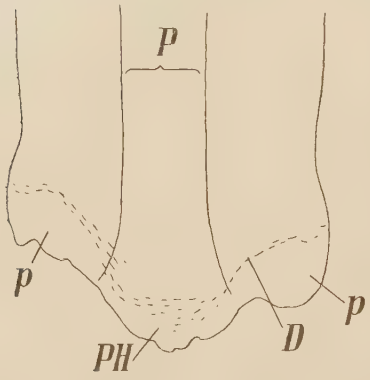


Fig. 162. — Dekapitierte Wurzel von *Allium cepa*, 3 Tage nach der Verwundung.

Wird die Wurzel von *Allium cepa* durch einen schräg geführten Schnitt dekapitiert, so bildet sich die neue Spitze ebenfalls in der äußersten Spitze, der größere Teil der Wundfläche beteiligt sich überhaupt nicht an der Regeneration. Ein medianer Längsschnitt durch eine derartige Wurzel ist in Fig. 163 dargestellt. In die Figur wurde die Richtung einiger Zellwände eingezeichnet. Die Wundfläche ist stark konturiert. Sie ist stark in die Länge verzogen, es findet an ihrem oberen Teile nur eine Seitenregeneration statt. Eine neue Epidermis sowie eine neue Grenze zwischen dem Plerom und der Rinde ist an dieser Seite noch nicht differenziert.

Fig. 163. — Dekapitierte Wurzel von *Allium cepa*, 3 Tage nach der Verwundung.

Will man durch einen Quereinschnitt die Regeneration auslösen, so muß derselbe dicht hinter dem Vegetationspunkt und etwa bis in zwei Drittel des Pleroms geführt werden. Sonst entsteht nur ein keilförmiges Gebilde, an dessen Bildung alle nicht durch-

schnittenen Zellreihen des Pleroms und in geringerem Maße auch das Periblem teilnehmen. Dabei ist hervorzuheben, daß zur Bildung des keilförmigen Gebildes auch die großen Zellen, welche Gefäßanlagen vorstellen, beitragen. Sie teilen sich, wie aus Fig. 164 hervorgeht, reichlich in tangentialer Richtung, obzwar die Scheidewände zuweilen unregelmäßig verlaufen können. Auch in dekapitierten Wurzeln teilen sich die Gefäßanlagen, und zwar nicht selten ebenfalls durch unregelmäßig gestellte Scheidewände, ähnlich wie das Simon für *Zea Mais* angibt.

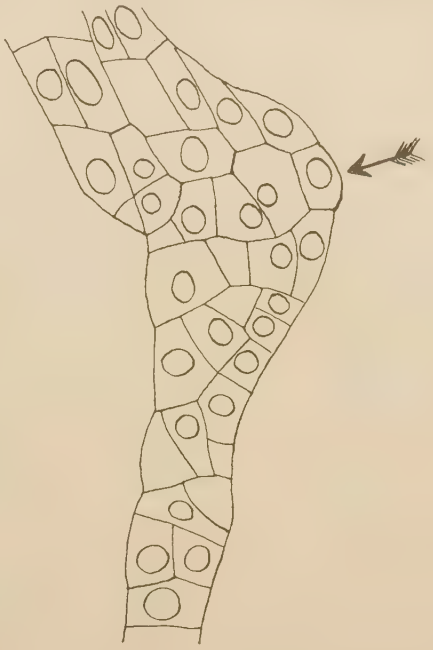


Fig. 164. — Differenzierung eines keilförmigen Gebildes in einer angeschnittenen Wurzel von *Allium cepa.*

Man vergleiche die Fig. 165 mit Simons Fig. 2*g*, und die Ähnlichkeit zwischen den Verhältnissen bei *Allium* und *Zea* wird gleich hervortreten. Es ist jedoch zu bemerken, daß derartige unregelmäßig orientierte Scheidewände nur in älteren Gefäßanlagen auftreten, nicht jedoch in denjenigen, welche ganz in der Nähe der Initialengruppe sich befinden, und welche noch ziemlich klein sind. Es scheint mir, daß hier ein ähnlicher Fall vorliegt, wie bei definitiv ausgewachsenen Pflanzenteilen, z. B. bei Blättern, die isoliert und zur Bildung von Adventivbildungen angeregt wurden. Auch da werden die großen Zellen zunächst in zahlreiche, kleinere geteilt (vgl. Hansen I, Winkler I), gefurcht, wobei ebenfalls die Scheidewände ziemlich unregelmäßig verlaufen. Offenbar können die großen Zellen als solche nicht direkt bei der Regeneration verwendet werden. Denn die Regenerationsvorgänge sind mit Zellteilungen und Zellwachstum verbunden, sollen dieselben überhaupt ermöglicht werden, so muß zunächst eine ge-

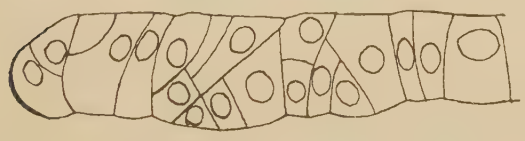


Fig. 165. — Zellteilungen in den Gefäßanlagen einer dekapitierten Wurzel von *Allium cepa.*

nügend große Anzahl von Zellen geschaffen werden, die teilungs- und wachstumsfähig wären. Sollten die großen Zellen des Wurzelpleroms oder die ausgewachsenen Zellen einer Blattepidermis direkt, ohne Reduktion ihrer Größe Bestandteile des Regenerates werden, so wäre dieses aus abnorm großen Zellen zusammengesetzt, und es ist möglich, daß seine normale Ausgestaltung gar nicht möglich wäre. Natürlich ist dies eine mehr teleologische Erklärung. Die Ursachen der Furchung der Gefäßanlagen in einer verwundeten Wurzel sind wohl im Wundreiz zu suchen, dieselbe tritt ja ein, auch wenn keine Regeneration durch die Verwundung ausgelöst wird. Wir haben zu solcher Furchung Analogien auch an gar nicht regenerationsfähigen Pflanzenteilen, z. B. bei Kartoffelknollen, wo durch Überreizung (Olufsen I) einzelne Zellen ähnlich in eine größere Anzahl von relativ kleinen Zellen geteilt werden. Die Faktoren, welche bedingen, daß sich z. B. an isolierten Blättern ganz bestimmte Zellen durch eine größere Anzahl von Scheidewänden teilen und adventiven Neubildungen Ursprung geben, werden wohl nicht bloß in dem Wundreiz bestehen.

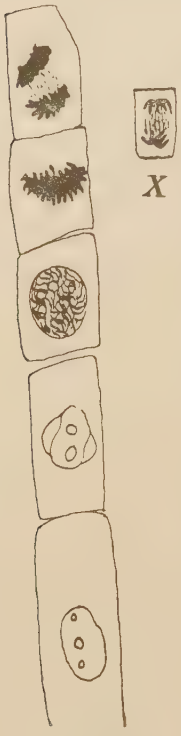


Fig. 166.

Fig. 167.

Hyperchromatische Teilungen in einer dekapitierten Wurzel von *Allium cepa*. Bei *a* eine normale Figur.

Bei *Allium cepa* habe ich auch in einigen Fällen abnorme, und zwar hyperchromatische Kernteilungen beobachtet. Sie waren bedeutend jenen ähnlich, welche ich in einer dekapitierten Wurzel von *Asplenium decussatum* festgestellt habe und traten in den soeben besprochenen großen Gefäßanlagen auf. Ihr Auftreten hing von dem Umstande ab, in welcher Entfernung vom Vegetationspunkt der Querschnitt geführt wurde. Sie traten nur auf, wenn derselbe etwa 0,5—1 mm hinter der Initialengruppe geführt wurde, also in einer Zone, wo die betreffenden Zellen schon sehr groß und mit großen Kernen versehen sind. Wenn sich solche Kerne teilen, so entstehen meist hyperchromatische Figuren. Doch verläuft die ganze Teilung normal karyokinetisch. Vor der Teilung zeigen die Kerne nicht selten eine unregelmäßige Form, ebenso die Tochterkerne (Fig. 167). In Fig. 166 ist eine Zellreihe dargestellt, in

welcher zwei Zellen hyperchromatische Figuren besitzen, hierauf folgt ein Spirem, sodann zwei ruhende Kerne von unregelmäßiger Form. Daneben befindet sich eine kleine Parenchymzelle (x) aus dem Plerom mit einer normalen Figur, welche bei derselben Vergrößerung, wie die großen Zellen, gezeichnet wurde. Aus dem Vergleiche dieser beiden Figuren ist ohne weiteres zu sehen, daß es sich in der großen Zellreihe um hyperchromatische Figuren handelt. Die Chromosomenzahl gelang es mir nicht festzustellen, nicht einmal annähernd.

Auch im Periblem traten hier und da Kerne auf, welche ein wenig größer waren, als die größte Zahl der normalen Periblemkerne; die Teilungsfiguren, welche in solchen Zellreihen auftraten, waren jedoch, soweit es sich abschätzen ließ, mit einer normalen Chromosomenzahl versehen.

Es sei mir gestattet, bei dieser Gelegenheit einige allgemeine Bemerkungen über die abnormen Teilungen hier folgen zu lassen. Die weitaus größte Zahl der bei den Regenerationsprozessen vor sich gehenden Teilungen stellt eine normale Karyokinesis vor. An diesen normalen Teilungen ist ihre Richtung am wichtigsten. Äußerst selten kommen auch abnorme karyokinetische Teilungen vor. Ihre Zahl ist bei Wurzeln phanerogamer Pflanzen ebenso gering, wie bei den untersuchten Farnwurzeln, sie scheinen mir jedoch in mancher Hinsicht wichtig zu sein, um sie hier zu diskutieren. Die an *Allium* gemachten Erfahrungen ergänzen in willkommener Weise die an der einen dekapitierten Wurzel von *Asplenium decussatum* beobachteten Tatsachen.

Auch Simon führt an, daß er an seinen Objekten verschiedene Abnormitäten (l. c. p. 107) beobachtet hat, besonders gedenkt er des Vorkommens von mehreren Kernen in den großen Zellen, welche Gefäßanlagen vorstellen (in *Mais*-Wurzeln). Er beschreibt die Fälle jedoch nicht eingehender. Er betont auch, daß in der provisorischen Wurzelhaube öfters zweikernige Zellen vorkommen. Ich selbst habe sehr selten solche Zellen zu Gesicht bekommen, dagegen habe ich bei *Allium* auch mehrkernige Zellen gesehen. Von diesen betrachte ich nun jenen Fall für den wichtigsten, wo in einer Zelle mehrere (8) Kerne von auffallend geringer Größe vorhanden waren. Es ist kaum daran zu denken, daß dieselben durch amitotische Teilung entstanden wären. Es ist kein einziger Fall sicher bekannt, daß die Verwundung eines meristematischen Gewebes die Kerne zur direkten Teilung angeregt hätte, und auch im Dauer-

gewebe ist als Folge einer Verwundung eigentlich bisher kaum noch eine amitotische Teilung ganz sicher festgestellt worden (vgl. van Wisselingh I). Daß sie jedoch tatsächlich vorkommen kann, beweisen meine Beobachtungen an *Roripa amphibia*. Da kann man, wenn man die Wurzel in ihrem ausgewachsenen Teile verwundet, nicht selten in den der Wundfläche anliegenden Zellen mehrere Kerne von verschiedener Größe beobachten, von welchen noch manche eingeschnürt sind. In diesen Zellen, welche ursprünglich sicher einkernig waren, habe ich in keinem Stadium eine Mitose beobachtet, es handelt sich also sicher um Amitosen.

Wichtiger sind die hyperchromatischen Teilungen, welche ich eben beschrieben habe. Sie kommen, wie gesagt, nur in den großen Zellen des Pleroms vor, welche Gefäßanlagen vorstellen, und nur in solchen Zellen, deren Kerne bei der Verwundung schon beträchtlich herangewachsen waren. Wir haben gesehen, daß diese Kerne auffallend größer als diejenigen der normalen meristematischen Zellen waren. Wenn der Schnitt, durch welchen die Zellen der erwähnten Pleromreihen zur Teilung angeregt wurden, ganz in der Nähe des Vegetationspunktes geführt wurde, wo die Zellen noch ziemlich klein sind und auch ziemlich kleine Kerne besitzen, so gaben dieselben normalen Teilungsfiguren Ursprung. Hyperchromatische Teilungen erhielt ich, wenn der Schnitt in einer größeren Entfernung vom Vegetationspunkt geführt wurde, wodurch zur Teilung größere Zellen (mit großen Kernen) der erwähnten Zellreihen veranlaßt wurden. Die Entwicklung einer abnorm hohen Chromosomenzahl hängt hier deutlich mit der Größe der Zellkerne zusammen, und diese — ceteris paribus — mit der Größe der Zellen. Wie schon bei der Beschreibung dieser Teilungen hervorgehoben wurde, läßt sich bei denselben keineswegs auf Kerne denken, die vielleicht durch Verschmelzung ihren Chromatingehalt vergrößert hätten. Die einzig zulässige Erklärung ist die, daß die Zellen der betreffenden Pleromreihen früh ihre Teilungen einstellen, sich beträchtlich strecken, wobei sie relativ plasmareich bleiben. Gleichzeitig wächst auch der Kern und es nimmt auch die Zahl der Chromosomen, welche der Kern bei seiner eventuellen kinetischen Teilung zu produzieren vermag, spontan zu. Man könnte auch sagen, daß sein Chromatingehalt zunimmt, doch weiß man nicht, ob die im Kerne enthaltene Menge des sog. Chromatins mit der Fähigkeit des Kernes, eine bestimmte Zahl von Chromosomen zu produzieren, wirklich direkt zusammenhält. Nicht zu vergessen

ist, daß die mit den großen Kernen versehenen Zellen unter normalen Bedingungen keine weiteren Teilungen mehr erfahren hätten. Die übrigen normalen meristematischen Zellen wachsen nicht so stark heran, auch ihre Kerne nicht. Diese produzieren dann die normale Zahl von Chromosomen, welche ungefähr in allen normalen meristematischen Zellen dieselbe ist.

Die an *Allium cepa* gemachten Beobachtungen bestätigen die bei Gelegenheit der Diskussion der in dekapitierten Wurzeln von *Asplenium decussatum* beobachteten hyperchromatischen Teilungen geäußerten Hypothesen über die Abhängigkeit der Chromosomenzahl von der Kerngröße. Bei jener Gelegenheit wurde auch auf die theoretische Bedeutung dieser Erfahrungen hingewiesen. Hier sollen noch einige Bemerkungen über die generative Parthenogenesis angeknüpft werden. Eine befruchtungsbedürftige Zelle enthält einen Kern, welcher fähig ist, bloß der Hälfte der Chromosomenzahl bei seiner Teilung Ursprung zu geben. Unter normalen Bedingungen wird die Steigerung der Chromosomenzahl bloß durch die Verschmelzung mit einem ähnlichen Kern erzielt. Sollte es wirklich der Fall sein, daß diese Umstände bei den befruchtungsbedürftigen Pflanzen die weitere Entwicklung einer nicht befruchteten Eizelle verhindern, so müßte angenommen werden, daß durch irgend welche Faktoren der Kern in seinem Wachstum, durch welches er die Chromosomenzahl vergrößern könnte, gehindert wird. Dann wäre das Problem der Unmöglichkeit einer Parthenogenesis bei den meisten Pflanzen in dem Sinne zu formulieren, welche Umstände machen es der Eizelle unmöglich, durch Wachstum der Zellkerne ihre Chromosomenzahl auch nach ausgebliebener Befruchtung zu verdoppeln? Wenn die sexuelle Fortpflanzung mit irgend welchen Vorteilen verbunden ist, so wäre jene Hemmung des Kernwachstums als eine zweckmäßige Regulation aufzufassen. Solche Regulationen könnten für die normalen meristematischen Gewebe überhaupt angenommen werden, da ja ihre Zellen bei ihrer Teilung ungefähr dieselbe Chromosomenzahl aufweisen.

Doch gibt es auch andere Möglichkeiten. Auf die Chromosomenzahl als solche müßte es bei der Entwicklungsfähigkeit nicht ankommen, die Veränderung oder Konstanz der Chromosomen in bestimmten Stadien könnte durch bestimmte Umstände der betreffenden Zellen als ihre Nebenerscheinung bedingt sein. So wäre zunächst die Beziehung der Kerngröße zur Zellgröße, eventuell zu dem Plasmagehalt der Zelle anzuführen, weiter auch Hertwigs

Funktionswachstum des Kernes. Jedenfalls bin ich der Meinung, daß man durch das Studium der ungeschlechtlichen Kernverschmelzung, der Chromosomenreduktion und Vermehrung, der Bedingungen der Chromosomenkonstanz usw., die analogen Erscheinungen, soweit sie mit der geschlechtlichen Vermehrung der Pflanzen zusammenhängen, in mancher Beziehung erklären und richtig auffassen könnte.

Von den Pflanzen, an welchen die Regeneration der Wurzelspitze untersucht wurde, sei schließlich *Euphorbia lathyris* angeführt. Was ich an dieser Pflanze speziell untersuchen wollte, war das Verhalten der Milchröhren. Wie werden sich dieselben bei der Regeneration verhalten, werden die alten weiter wachsen, oder werden sich eventuell neue differenzieren? Die Milchröhren lassen sich bis in die äußerste Wurzelspitze verfolgen, wie aus Fig. 168 hervorgeht, sie werden daher bei der Dekapitation sicher durchschnitten, ein Teil ihres Inhaltes wird herausfließen und es ist nicht undenkbar, daß wenigstens bei einigen Milchröhren ihr Endteil bis zu einer bestimmten Entfernung von der Wundfläche absterben wird. Ich habe das Herausfließen ihres Inhaltes noch dadurch verstärkt, daß ich die dekapitierte Wurzel zwischen zwei schwach aneinander gedrückten Fingern durchgezogen habe, wodurch der Milchsaft aus einigen Röhren hinausgepreßt wurde. Einige Wurzeln starben zwar nach einer solchen Behandlung ab, andere wurden beschädigt und regenerierten nicht, einige regenerierten aber ganz gut. Auch wurden Wurzelspitzen durch seitlich geführte Quereinschnitte verwundet und hierauf untersucht.

Zunächst sei einiges über die Struktur der normalen Wurzelspitze mitgeteilt. Erickson (I) und Flahault (I) geben an, daß sich in der Wurzelspitze der Euphorbiaceen für gewöhnlich eine für die drei Gewebesysteme gemeinsame Initialengruppe vorfindet. Van Tieghem und Douliot (I p. 146, 147) finden in jungen Seitenwurzeln für jedes Gewebesystem eine differente Initialengruppe. Dies gilt für Keimwurzeln von *Euphorbia lathyris* nicht, wir finden tatsächlich eine Initialengruppe für die drei Gewebesysteme der Wurzel, in der keine scharfe Trennung in Initialen für einzelne Gewebe durchzuführen ist. Die Verhältnisse sind in mancher Hinsicht denen von *Vicia faba* ähnlich, da sich auch bei *Euphorbia* einzelne Zellreihen aus dem Wurzelkörper durch die Initialengruppe direkt in die Columella der Wurzelhaube verfolgen lassen. Die Grenze zwischen der Haube und dem Wurzelkörper, die in Fig. 168 durch die stark ausgezogene Linie *T* angedeutet ist, ist wohl will-

kürlich, doch ist es unzweifelhaft, daß die dieser Linie anliegenden Zellen als Initialen gedeutet werden können. Man kann hier von einem Transversalmeristem sprechen und es ist zu sehen, daß die Milchröhren des Periblems bis zu demselben reichen. Dasselbe gilt auch für die Milchröhren des Pleroms. Auch diese lassen sich bis direkt an die Grenze zwischen dem Plerom und der Wurzelhaube verfolgen. Es findet daher beim Wachstum der Wurzelspitze gar kein gleitendes Wachstum statt zwischen den Milchröhren und den dieselben umgebenden Zellen.

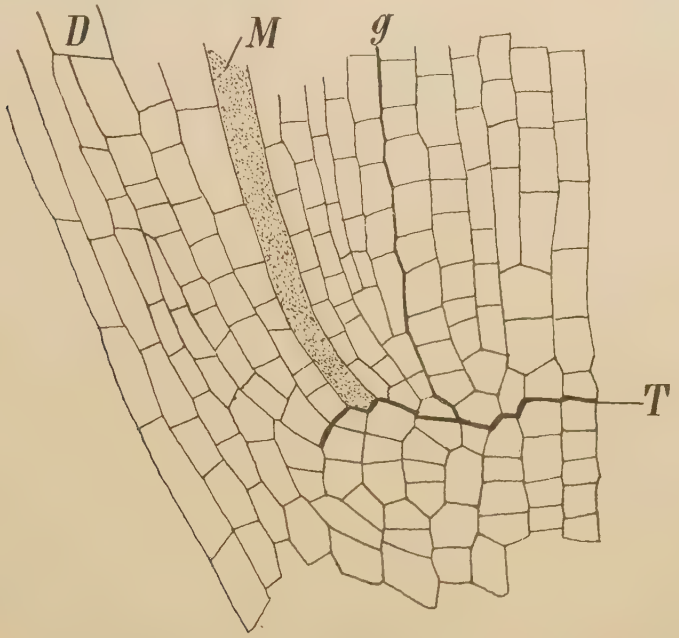


Fig. 168. — Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer Wurzel von *Euphorbia lathyris*. *G* = Grenze zwischen dem Plerom und Periblem, *M* = Milchröhre.

Wenn daher die Wurzel dekapitiert wird, so wird mit dem Vegetationspunkt sicher auch der Endteil der Milchröhren abgeschnitten und es ist nicht daran zu zweifeln, daß dieselben bis zu einer bestimmten Entfernung von der Wundfläche absterben werden. Doch habe ich beobachtet, daß diese Entfernung kaum größer ist als 0,07—0,1 mm. Das Ende einer verwundeten Röhre füllt sich mit einer gelblichen, stark lichtbrechenden Substanz, durch welche die Öffnung verstopft wird (Fig. 169*s*) und wächst weiter. Auf eine größere Strecke kann jedoch die Milchröhre absterben, wenn man die Wurzel nach der Dekapitation durch zwei

schwach aneinander gepreßte Finger zieht. Sie kann dann bis auf 0,5 mm von der Wundfläche abgestorben erscheinen. Es fragt sich daher, wie in diesen Fällen die Milchröhren in der regenerierenden Zone ersetzt werden. Aber auch ohne solches Auspressen des Milchröhreninhaltes ist ein Ersatz derselben nötig. Betrachtet man nämlich eine dekapitierte Wurzel nach erfolgter Regeneration (dieselbe ist in drei Tagen beendigt), so findet man die äußeren Milchröhren nicht nach innen zum neuen Vegetationspunkt einbiegen, sondern meist ein wenig schräg durch die neue Haube nach außen verlaufen (Fig. 170 *M*). Der neue Vegetationspunkt besitzt daher keine peripheren Milchröhren.

Fig. 169. — Verstopfung einer Milchröhre in einer dekapitiert. Wurzel von *Euphorbia lathyris*.

Es könnte der normale Zustand zunächst so erreicht werden, daß die ursprünglichen Milchröhren Äste zum neuen Vegetationspunkt aussenden würden, die dann mit der Wachstumstätigkeit desselben Schritt halten könnten. Oder es könnten ganz neue Milchröhren gebildet werden, ähnlich wie das im Embryo geschieht. Das letztere geschieht tatsächlich. Man findet in dem neuen Vegetationspunkt $2^1/_2$—3 Tage nach der Verwundung in dem meristematischen Gewebe hier und da größere, ziemlich plasmareiche Zellen, die zunächst mit einem recht großen Kern versehen

Fig. 170. — Verlauf der Milchröhren (*M*) in einer dekapitierten Wurzel von *Euphorbia lathyris*, 3 Tage nach der Verwundung.

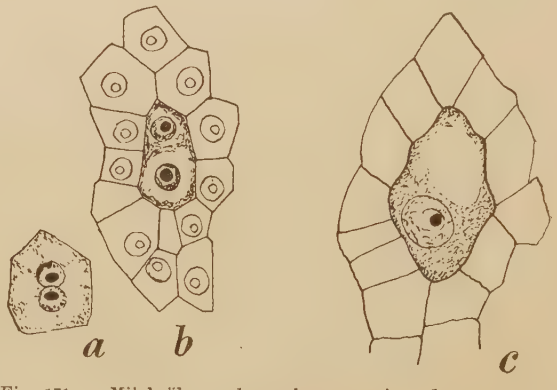


Fig. 171. — Milchröhrenanlagen in regenerierenden *Euphorbia*-Wurzeln.

sind (Fig. 171 *c*) und meist eine unregelmäßige Gestalt haben, später zweikernig erscheinen (Fig. 171 *a, b*), wobei die Kerne entweder dicht aneinander oder von einander entfernt liegen. Auch vier-

kernige Stadien kamen vor, doch war es mir nicht möglich festzustellen, auf welche Weise die Kernteilung vor sich geht. Im weiteren Entwicklungsgange strecken sich derartige Zellen und werden zu normalen Milchröhren. Sie verzweigen sich nicht, wachsen vielmehr einfach parallel mit den periklinalen längsverlaufenden Zellreihen. Da sie in der nächsten Nähe des neuen Vegetationspunktes entstehen, so ist wohl auch hier ein gleitendes Wachstum, mit welchem das Eindringen von Milchröhren in das meristematische Gewebe verbunden wäre, ausgeschlossen.

Wir haben hier also denselben Vorgang wie im Embryo, wo die Milchröhren ebenfalls durch Differenzierung von bestimmten meristematischen Zellen zu Initialen angelegt werden (Chauveaud I). Ähnlich, wie an regenerierten Adventivsprossen Jungblätter erscheinen, erscheint in der regenerierenden *Euphorbia*-Wurzel die embryonale Art der Milchröhrenbildung. Außerdem sieht man, daß das Fehlen der Milchröhren im Vegetationspunkt gleichzeitig ihre Neubildung veranlaßt und daß die Milchröhren einen notwendigen Organisationsbestandteil der Wurzelspitze bilden. In keinem Falle wurde ein Weiterwachsen der neu gebildeten Spitze ohne Milchröhren beobachtet. Zwar ließ sich die Neubildung der Milchröhren nicht von der Regeneration trennen, aber es muß diese Verbindung keine kausale sein, d. h. es ist auch denkbar, daß eine Wurzelspitze, die auf irgend welche Weise ihre Milchröhren verlieren sollte (z. B. wenn es gelänge nur diese zu töten), ohne daß dabei der Vegetationspunkt selbst lädiert wäre, neue Milchröhren zu bilden vermöchte, also ohne daß gleichzeitig eine Neubildung der Spitze stattfinden müßte. Einen Ersatz für diesen Versuch bildet die Längsspaltung der Wurzelspitze. Es erfolgt auch bei *Euphorbia* eine Seitenregeneration, in der neuen Hälfte werden dann neue Milchröhren angelegt. Allerdings werden auch hier die Zellen der ursprünglichen Initialengruppe umgelagert, aber sie werden doch nicht alle entfernt, so daß die Seitenregeneration dennoch von einer völligen Neubildung der Initialengruppe, die nach einer Dekapitation erfolgt, in einiger Hinsicht verschieden ist. Wie schon hervorgehoben wurde, werden hier die Milchröhren in der neuen Hälfte auf dieselbe Weise angelegt wie in einer dekapitierten und regenerierenden Wurzel. Dasselbe gilt für eine angeschnittene Wurzel. Auch bei *Euphorbia* wird durch einen ein ganz wenig über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt eine regenerative Neubildung der Spitze hervorgerufen, und in

dieser werden ebenfalls auf embryonale Weise neue Milchröhreninitialen angelegt.

Die bei der Dekapitation verwundeten Milchröhren wiesen niemals eine Zellteilung auf, sie konnten daher an der Regeneration nicht teil nehmen. Was nun die Differenzierung der neuen Milchröhrenanlagen betrifft, so könnte man dieselben wohl mit der Differenzierung der Initialen, welche den Vegetationspunkt zusammensetzen, vergleichen. Es werden ja in den Milchröhreninitialen Zellen gebildet, welche eines andauernden Wachstums fähig sind und deren Kerne ebenfalls unbegrenzt teilungsfähig sind. Es unterbleibt bloß die Zellteilung. Allerdings verlieren jene Zellen, welche zu Milchröhren werden, für immer die Fähigkeit, sich in Bestandteile eines anderen Gewebes umzuwandeln, sie erfahren wirklich eine nicht reversible Differenzierung. Sie werden zu ganz spezifischen Zellen, die ihren Charakter nicht mehr aufgeben können.

Nicht alle Milchröhren müssen bei der Regeneration neu angelegt werden. So können die Röhren, welche im Plerom verlaufen, direkt weiter mit dem neuen Vegetationspunkt wachsen. Wird jedoch ihr Inhalt auf eine längere Strecke ausgepreßt, so daß sie im Bereiche der regenerierenden Zone absterben, so werden sie neu angelegt. Immer werden in dekapitierten und regenerierenden Wurzeln die peripheren Periblemröhren neu angelegt. Auch diese Erfahrungen sprechen für die Richtigkeit meiner Auffassung, daß die Neubildung der Milchröhren durch ihre Abwesenheit in der Wurzelspitze ausgelöst wird.

Die Regeneration verläuft an dekapitierten Wurzeln von *Euphorbia lathyris* ungefähr so, wie es Simon für *Zea Mais* angibt. Doch beteiligen sich an der Bildung des Vegetationspunktes nicht nur die Pleromreihen, sondern auch 1—2 Zellschichten des Periblems, die Initialen für das Periblem und Dermatogen abgeben. Die Bogenteilungen erscheinen nicht nur im Perikambium, sondern auch in den denselben anliegenden innersten Periblemschichten. Es wurde schon erwähnt, daß die Regeneration binnen drei Tagen vollendet wird. Zu dieser Zeit enthält die neue Wurzelspitze erst ein- bis vierkernige Milchröhrenanlagen. Erst während der nachfolgenden Wachstumstätigkeit der neuen Spitze strecken sich dieselben und erscheinen als typische Milchröhren.

VIII. Die Auslösung der Regenerationsvorgänge.

Wenn man das Wort Regeneration im weitesten Sinne faßt, so kann man sagen, daß recht verschiedene Faktoren die Regenerationsvorgänge auslösen können. Es sei nur auf die Versuche mit *Bryophyllum* hingewiesen (Wakker I, Goebel II, Klebs I), wo Isolation der Blätter, Abschneiden oder Eingipsen der normalen Vegetationspunkte, Durchschneiden der Gefäßbündel und Veränderung des Wassergehaltes im Medium die Bildung von Adventivsprossen auslösen kann. Da kann es sein, daß nicht in allen diesen Fällen derselbe Faktor die Sproßbildung veranlaßt, vielmehr, daß hier verschiedene Faktoren denselben Effekt zur Folge haben können. Es könnte scheinen, daß bei der Regeneration im engeren Sinne (= Restitution) die Verhältnisse einfacher liegen werden, daß hier nämlich die Ersatztätigkeit einfach durch Entfernung eines Teiles des betreffenden Organes ausgelöst wird. Dem ist jedoch nicht so. Es könnte der auslösende Faktor z. B. in dem Wundreiz bestehen, oder in der Anhäufung der plastischen Stoffe an der Wundfläche, oder in der Aufhebung von korrelativen Beziehungen zwischen dem abgetrennten Teile und den übrigen Bestandteilen des Pflanzenkörpers. Und wenn dies der Fall wäre, so fragt es sich, ob bei der Vermittelung der korrelativen Beziehungen vielleicht allen Geweben eine gleiche Bedeutung zukommt, oder ob vielmehr nicht bestimmte Zellschichten und Zellreihen in bevorzugter Weise an derselben beteiligt sind. Unsere Versuche können hier manche Antwort geben.

Will man die Faktoren, welche die Regeneration an den verwundeten Wurzeln hervorrufen, klar legen, so muß man zwischen zwei Vorgängen scharf unterscheiden. Der erste ist jener, bei welchem es sich um eine Neubildung des Vegetationspunktes handelt, d. h. jener Initialengruppe, durch deren Tätigkeit allen Gewebearten, aus denen die Wurzelspitze zusammengesetzt ist, Ursprung gegeben wird. Bei dem zweiten handelt es sich bloß um Ergänzung der übrigen meristematischen Teile der Wurzelspitze. Der erste Vorgang wird durch Dekapitation, Längsspaltung, sowie durch quer und schräg geführte Einschnitte ausgelöst, der zweite vorwiegend durch Längseinschnitte. Die beiden Vorgänge unterscheiden sich scharf dadurch voneinander, daß es sich bei

dem ersten um eine Neubildung des Vegetationspunktes, bei dem zweiten um eine bloße Ergänzung des Meristems handelt. Dieser Unterschied ist auch schon in der verschiedenen Wachstumsintensität der Wurzeln, welche einerseits eine ganze neue Spitze bilden, andererseits bloß das Meristem ergänzen, zu bemerken. Die Wachstumshemmung ist bei den ersten Wurzeln viel bedeutender als bei den zweiten. Die Unterschiede zeigen sich jedoch noch in einer Reihe von anderen Umständen. Die beiden Vorgänge können sich zwar kombinieren, wenn z. B. eine dekapitierte Wurzel gespalten wird, ihr Unterschied bleibt jedoch auch da erhalten. Wir wollen zunächst die Umstände diskutieren, welche die Neubildung einer ganzen Wurzelspitze, eigentlich ihrer Initialengruppe, auslösen.

In allen Versuchen, in welchen regenerative Vorgänge an Wurzelspitzen ausgelöst wurden, wurden die Wurzeln vorher verwundet. Da nun sicher steht, daß die Verwundung an sich eine Reihe von spezifischen physiologischen Vorgängen verursacht, so ist zunächst zu prüfen, ob regenerative Vorgänge nicht vielleicht direkt durch den Wundreiz ausgelöst werden. Die Frage ist schwer zu beantworten, weil mit jeder Verwundung auch eine Unterbrechung der korrelativen Beziehungen zwischen einzelnen Teilen der Pflanze stattfindet. Zwar beweisen unsere Versuche, daß diese Unterbrechung nicht vollständig sein muß, aber das ändert nichts an der Sache. Ich suchte die Frage, ob die Verwundung als solche an der Auslösung der regenerativen Vorgänge teil nimmt, dadurch zu beantworten, daß ich die Wurzeln neben jenen Schnitten, welche schon allein zur Auslösung der Regeneration genügen, noch durch andere Schnitte verwundete, um zu erfahren, ob dadurch die regenerativen Vorgänge beschleunigt oder gehemmt erscheinen werden. Besonders belehrend sind in dieser Beziehung Versuche, wo Quereinschnitte, oder schräg von unten geführte Einschnitte mit medianen Längsschnitten kombiniert werden. Da war eher eine Hemmung der regenerativen Prozesse zu beobachten, als eine Beschleunigung derselben. Auch in den Versuchen, wo die Wurzel dekapitiert und hiernach durch einen Quereinschnitt verwundet wurde, erschien keine Beschleunigung der Regenerationsprozesse. Mit dem Ergebnisse dieser Versuche stimmt auch der Umstand überein, daß durch mehrere Längsschnitte an dekapitierten Wurzelspitzen hergestellte Lamellen, so weit sie mit der Wurzel zusammenhängen und bestimmte Zellreihen in genügender Anzahl enthalten, etwa in gleicher Zeit regenerieren, wie einfach

dekapitierte Wurzeln. Wenn hier in einigen Fällen eher eine Hemmung der Regenerationsprozesse zu beobachten ist, so muß das nicht eine Folge des ungewöhnlich großen Wundreizes sein, sondern es können andere Faktoren, wie herabgesetzte Versorgung mit plastischen Nährstoffen und auch Veränderungen in korrelativen Beziehungen zwischen einzelnen Teilen der Wurzelspitze mitspielen. Aber wir haben auch gesehen, daß die Regeneration nach vollständiger Dekapitation mit ungefähr derselben Geschwindigkeit vor sich geht wie nach Einschnitten, soweit dieselben überhaupt Regenerationsprozesse auslösen. Und doch ist sicher nicht daran zu zweifeln, daß die Wurzel durch einen vollständigen Querschnitt bedeutend stärker verwundet wurde als durch einen bloßen Einschnitt, und daß im ersten Falle auch die direkten Folgen der Verwundung viel stärker waren als im zweiten. Es läßt sich dies schon aus dem Umstande folgern, daß kleine Verwundungen, auch geringere oder durch den Geotropismus eher überwindbare traumatropische Krümmungen verursachen. Unsere Versuche geben daher keinen einzigen Anhaltspunkt für die Meinung, daß die Verwundung als solche, also der Wundreiz selbst, die Regeneration auslösen oder in einem günstigen Sinne beeinflussen könnte.

Während des normalen Lebensganges der Wurzeln strömt in ihre Spitze ein beständiger Strom von plastischen Stoffen. Durch die Dekapitation und auch durch quer oder schräg geführte Einschnitte wird dieser Strom wenigstens in der ersten Zeit nach der Verwundung vor der Wundfläche gestaut und es könnte in dieser Stauung der zuströmenden Nährstoffe ein die Regenerationsprozesse auslösender Faktor bestehen. Es ist nicht zu leugnen, daß mit demselben in manchen Fällen gerechnet werden muß. Er könnte z. B. in den isolierten assimilierenden Blättern eine große Rolle spielen, da denselben die Auswanderung der Assimilate durch das Abschneiden (und auch schon durch das Durchschneiden der Gefäßbündel) verhindert wird. Man muß jedoch im allgemeinen in Erwägung ziehen, ob diese Anhäufung der plastischen Stoffe einen auslösenden oder bloß einen formalen Faktor vorstellt. Wir können auf Grund der Versuche, wo die Wurzel durch zwei von entgegengesetzten Seiten in gleicher Höhe etwa in ein Viertel des Pleroms geführte Einschnitte verwundet wurde und wo eine Regeneration ausgelöst wird, behaupten, daß diese Anhäufung der plastischen Stoffe in der Wurzel keine auslösende Bedingung bei den Regenerationsvorgängen vorstellt. Denn da beträgt die Schnittfläche viel

weniger als die Hälfte des ganzen Wurzelquerschnittes und wir wissen aus Versuchen, wo die Wurzel durch einen einzigen Querschnitt verwundet wurde, daß keine Regeneration eintritt, wenn die Schnittfläche nicht größer ist als die Hälfte der ganzen Querschnittfläche. Wenn daher der Einschnitt etwa bis zur Mitte des Pleroms reicht, so wird — mag der Strom der plastischen Stoffe vorwiegend im Plerom oder in der Rinde oder in beiden Geweben in gleicher Weise vor sich gehen — sicher die Bewegung der Stoffe viel mehr gehemmt als durch die zwei von entgegengesetzten Seiten geführten Einschnitte und dennoch wird in dem ersten Falle keine Regeneration ausgelöst. Daß jedoch eine genügende Versorgung des regenerierenden Feldes mit den nötigen Stoffen eine formale Bedingung der Regeneration vorstellt, ist unzweifelhaft und wir werden auf diese Frage noch später zu sprechen kommen.

Wenn daher weder durch die Verwundung an sich, noch durch die Anhäufung von Nährstoffen die Regeneration ausgelöst wird, so könnten wir den auslösenden Faktor in einem anderen Umstand und zwar zunächst in der Unterbrechung oder Hemmung der korrelativen Beziehungen zwischen einzelnen Teilen der Wurzelspitze suchen. Offenbar handelt es sich da um korrelative Beziehungen des Vegetationspunktes, d. h. der Initialengruppe zu dem meristematischen Teile des Wurzelkörpers.

Korrelative Beziehungen zwischen der Vegetationsspitze und den älteren Teilen eines Organes sind schon bekannt. So hat Miehe (III) bewiesen, daß der Geotropismus der Stengel korrelativ durch die Stammspitze beeinflußt wird. Doch darf man aus solchen Erfahrungen nicht Analogieschlüsse für die Regenerationsvorgänge ziehen, was schon aus dem Umstande erhellt, daß nach Vorübergang des Wundshocks Wurzeln geotropisch reagieren können, an welchen durch einen seitlichen Quereinschnitt ein Regenerationsvorgang ausgelöst wurde, wobei in einigen Fällen sicher beobachtet wurde, daß sich die geotropische Krümmung auch über den Einschnitt verbreiten kann. Wenn man für erwiesen hält, daß bei dem Wurzelgeotropismus der Spitze eine hervorragende Bedeutung zukommt, so kann man sagen, daß in diesem Fall die Beziehungen zwischen der Wurzelspitze und dem hinter dem Einschnitte gelegenen Teile des Wurzelkörpers in genügender Intensität für das Zustandekommen einer geotropischen Krümmung vermittelt werden, daß hingegen die Beziehungen, welche die Wachstumsvorgänge regu-

lieren, so bedeutend gehemmt sind, daß eine Regeneration — ähnlich wie nach einer Dekapitation — ausgelöst wird.

Unter normalen Bedingungen steht jede Zelle in einem bestimmten Wechselverhältnis zu einer Reihe von Nachbarzellen, mit denen sie, wie wohl auch ohne speziellen Nachweis angenommen werden kann, durch Plasmodesmen verbunden ist. Durch jede Verwundung wird dieses Wechselverhältnis teilweise unterbrochen und es könnte sein, daß die Regenerationsvorgänge, die man an Wurzelspitzen beobachtet, durch die Unterbrechung der Beziehungen zu den Nachbarzellen ausgelöst werden und daß es nicht auf Beziehungen zu einem durch mehrere Zellschichten getrennten Teile ankommt. Allerdings werden dieselben — wenn sie vorhanden sind — gleichzeitig mit der Unterbrechung der Beziehungen zu den Nachbarzellen unterbrochen, aber es kann auch sein, daß sie gar nicht bestehen. Daß jedoch die Regenerationsvorgänge nicht durch bloße Unterbrechung der Beziehungen zwischen den Nachbarzellen ausgelöst werden, beweist der Umstand, daß sie auch in Wurzelteilen vor sich gehen, die nicht verwundet wurden. Ich meine hier die interkalare Bildung einer neuen Wurzelspitze, z. B. nach schräg von oben geführten Einschnitten. Da tritt die Neubildung einer Spitze an der nicht verwundeten Seite der Wurzel auf und zwar in einem Gewebekomplex, dessen Zellen mit Ausnahme jener, die der Wundfläche direkt anliegen, ein normales Wechselverhältnis unterhalten können. Und wenn wir auch annehmen wollten, daß sich aus den der Wundfläche anliegenden Zellen der Anlaß zur Regeneration in die intakten Nachbarzellen und aus diesen weiter fortpflanzt, so wäre dann nicht gut zu begreifen, warum auch nach Quereinschnitten nicht eine interkalare Regeneration stattfindet, denn da kann sich von dem Ende des Einschnittes in die intakte Wurzelhälfte ebenso der Reiz fortpflanzen, wie vom Ende eines schräg von oben geführten Schnittes. Wir können daher nicht annehmen, daß zur Regeneration eine Unterbrechung von bloßen Wechselbeziehungen zwischen Nachbarzellen Anlaß gibt. Wenn daher nicht die Unterbrechung der bloßen Beziehungen zwischen den Nachbarzellen an sich die Regeneration auslöst, so muß zur Annahme von korrelativen Beziehungen zwischen ganzen Gewebekomplexen gegriffen werden, deren Unterbrechung zu regenerativen Prozessen Anlaß gibt. Bei Dekapitationsversuchen kann man sehen, daß schon die Abtrennung der Initialengruppe eine Regeneration auslöst und diese wird immer wieder bei

der Regeneration gebildet. Offenbar kommt es also auf diese an und man kann wohl annehmen, daß es sich bei den fraglichen korrelativen Beziehungen um solche zwischen der Initialengruppe und dem Wurzelmeristem handelt. Aus unseren Versuchen können wir den Schluß ziehen, daß in der ganzen Wurzelspitze durch das Vorhandensein des Vegetationspunktes ein einheitlicher spezifischer Zustand dauernd erhalten wird, daß jedoch ein Regenerationsvorgang ausgelöst wird, sobald dieser Zustand durch eine genügend große Unterbrechung der Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem Wurzelmeristem verändert wird. Bei jeder Verwundung wird daher nicht nur die Wechselbeziehung zwischen einzelnen Nachbarzellen verändert und teilweise unterbrochen, sondern es wird auch jener statische Zustand verändert, welcher durch die Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem Wurzelmeristem bedingt wird.

Wir haben schon die Frage aufgeworfen, ob diese Beziehungen durch alle Zellreihen des Wurzelmeristems vermittelt werden, oder ob vielmehr bestimmten Zellreihen resp. Zellschichten eine bevorzugte Bedeutung zukommt. Man kann diese Frage beantworten, wenn man die Resultate der Versuche mit Ringelschnitten oder mehreren in gleicher Höhe geführten Einschnitten in Erwägung zieht. Um das Dermatogen und die Rinde kann es sich dabei nicht handeln, denn nicht einmal ein vollständiger Ringelschnitt, der bis zur Endodermis geführt wird, löst eine Regeneration aus. Unumgänglich nötig ist, daß ein Teil des Pleroms durchschnitten wäre, wenn eine Regeneration ausgelöst werden soll. Daß es sich um das Durchschneiden der inneren Zellreihen des Pleroms nicht handeln kann, beweist der Umstand, daß zwei von entgegengesetzter Seite geführte Quereinschnitte, die etwa in ein Viertel des Plerom-durchmessers eindringen, eine Regeneration auslösen, nicht jedoch ein einziger etwa bis zur Mitte des Pleroms geführter Quereinschnitt. In diesem Falle werden doch viel mehr innere Zellreihen des Pleroms durchschnitten als bei den zwei Einschnitten und dennoch wird keine Regeneration ausgelöst. Es kann sich daher bloß um die äußeren Plerom zellen oder höchstens noch um die inneren Rindenzellen handeln. Diesen kommt also bei der Vermittelung der korrelativen Beziehungen zwischen der Initialengruppe und dem übrigen Meristem der Wurzelspitze eine bevorzugte Bedeutung zu. Die Wurzel wächst normal, wenn die betreffenden Zellschichten einen ununterbrochen von der Initialengruppe durch das Meristem

verlaufenden Zylinder bilden, sobald derselbe jedoch an irgend einer Stelle unterbrochen wird, so wird eine Reaktion ausgelöst, welche entweder zur Wundheilung oder zur Neubildung einer Wurzelspitze führt. Aus den Versuchen mit den zwei in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten geführten Einschnitten kann geschlossen werden, daß immer eine regenerative Neubildung einer Spitze ausgelöst wird, wenn mehr als die Hälfte des Zylindermantels durchschnitten wird, d. h. wenn der Zusammenhang zwischen der Initialengruppe und dem Wurzelmeristem durch weniger als die Hälfte der den Zylinder bildenden Zellreihen vermittelt wird. Die Unterbrechung der betreffenden Zellschichten und Zellreihen kann auch durch mehrere Einschnitte geschehen, die jedoch ungefähr in gleicher Höhe geführt werden müssen, oder es muß die Unterbrechung durch einen einheitlichen (schräg oder quer geführten Schnitt) geschehen.

Wichtig sind in dieser Beziehung noch Versuche mit median gespaltenen und hierauf angeschnittenen Wurzeln. Wir haben gefunden, daß es für die Auslösung der Regeneration entscheidend ist, ob der Einschnitt von der intakten Seite der Wurzelhälfte geführt wird, oder ob er an einer von den Seiten, welche durch den Längsschnitt getroffen wurden, einsetzt. Im ersten Fall genügt es, den Einschnitt etwa bis zur Mitte der Pleromhälfte zu führen, im zweiten muß er über die Mitte der Pleromhälfte geführt werden, wenn eine Regeneration ausgelöst werden soll. Diese Versuche habe ich durch einen dritten ergänzt, wo die Wurzel halbiert und eine Hälfte entfernt wurde. Nun wurde von der Wundfläche aus die übrig gebliebene Wurzelhälfte durch einen quer oder schräg nach oben geführten Einschnitt verwundet. Wenn dieser nur zur Mitte des Pleroms geführt wurde, so trat keine Regeneration auf. Er muß etwa drei Viertel der Pleromhälfte durchdrungen haben, wenn die Bildung einer neuen Spitze ausgelöst werden soll. Diese Erfahrungen lassen sich nicht so erklären, daß mehr als die Hälfte der Pleromreihen durchschnitten werden muß, wenn die Regeneration ausgelöst werden soll. Daß es nicht auf die Anzahl der durchschnittenen Periblemreihen ankommt, beweist der Versuch, wo der Einschnitt von der intakten Seite geführt wird im Vergleiche mit jenem, wo die Wurzelhälfte von einer der beiden Kanten angeschnitten wird. Im ersten Fall werden viel mehr Periblemreihen durchschnitten als im zweiten und es wird keine Regeneration veranlaßt, wenn von der intakten Seite nur ein so tiefer Einschnitt geführt wird, daß eben so viele Zellreihen

des Periblems durchschnitten werden, wie wenn der Einschnitt von einer der Kanten über die Mitte des Pleroms geführt wird, wodurch, wie eben gesagt wurde, eine Regeneration ausgelöst wird. Daß es nicht auf die Anzahl der durchschnittenen Pleromreihen ankommt, erhellt aus dem Vergleiche der Versuche, wo einerseits der Einschnitt von der intakten Seite, andererseits von der Wundfläche geführt wurde. Im ersten Fall wird eine Regeneration ausgelöst, im zweiten nicht, obzwar da viel mehr Pleromreihen durchschnitten wurden als im ersten Versuch. Wenn es daher weder auf die Zahl der durchschnittenen Periblem- noch der Pleromreihen ankommt, so muß man im Perikambium die Zellschicht suchen, welche entscheidend ist. Wird in einer Wurzelhälfte mehr als die Hälfte der in derselben vorhandenen Perikambialreihen durchschnitten, so wird eine Regeneration der Wurzelspitze an der oberen Wundfläche des Einschnittes ausgelöst.

Der Umstand, daß dem Perikambium für die Auslösung der Regeneration eine entscheidende Bedeutung zukommt, läßt sich nach alledem nicht leugnen. Aber es ist nicht ohne weiteres klar, was für eine Funktion dabei demselben zukommt. Fungiert es dabei als reizperzipirendes oder als leitendes Gewebe? In allen Versuchen wurde es verwundet und es könnte sein, daß es ein Gewebe vorstellt, welches in der Richtung spezialisiert ist, daß seine genügend starke Verwundung die Regeneration veranlaßt. Und es konnte tatsächlich konstatiert werden, daß eine genügend große Anzahl von Perikambialreihen durchschnitten werden muß, wenn eine Regeneration ausgelöst werden soll. Aber dagegen muß daran erinnert werden, daß die Schnitte in bestimmten Richtungen geführt werden müssen, wenn dies geschehen soll. Werden z. B. mehrere kurze Längsschnitte dicht neben einander geführt, wobei sicher zahlreiche Perikambialzellen durchschnitten werden, so wird oberhalb der Längsschnitte keine Neubildung der Wurzelspitze beobachtet. Aber auch ein schräg von oben bis zur Mitte des Pleroms geführter Einschnitt verursacht meist keine Regeneration, wogegen dies ein von unten schräg geführter Einschnitt tut. In diesen beiden Fällen wurde dieselbe Verwundung der Perikambialschicht herbeigeführt und doch wird nur in einem Falle eine Regeneration ausgelöst. Und auch die Versuche mit Quereinschnitten sprechen gewichtig gegen die Wahrscheinlichkeit der Annahme, daß die Größe der Verwundung des Perikambiums bei der Auslösung der Regeneration Ausschlag gibt. Werden zwei etwa in ein Viertel

des Pleroms reichende Quereinschnitte in gleicher Höhe geführt, so wird eine Regeneration ausgelöst. Werden jedoch die beiden Einschnitte nicht in ungefähr gleicher Höhe geführt, so ist das nicht der Fall. Und doch wurde in beiden Fällen eine gleich große Zahl von Pleromreihen durchschnitten. Ja man kann zwei Einschnitte in ungleicher Höhe bis zur Mitte des Pleroms führen, wo ein noch größerer traumatischer Reiz verursacht wird, und dennoch kommt es zu keiner Regeneration. Hieraus ist zu schließen, daß es auf eine genügend starke Verwundung des Perikambiums als solche nicht ankommt.

Simon (I) ist auf Grund seiner Untersuchungen zur Ansicht gekommen, daß dem Perikambium bei dem Regenerationsvorgange eine große Bedeutung zukommt. An sein Vorhandensein ist der Regenerationsvorgang gebunden und er wird durch seine Tätigkeit eingeleitet. Wir sehen nun, daß dem Perikambium auch bei der Vermittelung der korrelativen Beziehungen zwischen der Initialengruppe und dem Wurzelmeristem eine ähnliche Bedeutung zukommt, daß weiter durch das Durchschneiden der perikambialen Zellreihen die Regeneration ausgelöst wird. Zwar läßt sich das nicht ganz evident beweisen. Dennoch läßt sich in Versuchen mit Ringelschnitten beobachten, daß das Durchschneiden der Rinde etwa bis zur Endodermis keine Regeneration auslöst, daß jedoch ein bischen tiefer geführte Ringelschnitte schon eine Regeneration auslösen. Weiter daß, wie aus dem Vergleiche der Wirkung von zwei in gleicher Höhe geführten Einschnitten mit derjenigen von einem einzigen Einschnitte hervorgeht, den inneren Pleromelementen keine Bedeutung bei der Auslösung der Regeneration zukommt. Aus zahlreichen Versuchen geht hervor, daß immer eine Regeneration ausgelöst wird, wenn mehr als die Hälfte des Pleromumfanges durchschnitten wird und das Plerom wird eben durch das Perikambium umgeben.

Der Umstand, daß der Einfluß von zwei seitlichen, in gleicher Höhe geführten Einschnitten demjenigen eines Einschnittes gleicht, welcher eine gleich große Unterbrechung der Perikambialreihen zur Folge hatte, beweist, daß sich die Wirkung der beiden Einschnitte kombiniert. Sollte jeder Einschnitt für sich selbst wirken, so könnte keine Regeneration erfolgen, denn ein Einschnitt löst nur dann eine Regeneration aus, wenn er über die Mitte des Pleroms reicht. Das ist ganz gut begreiflich, wenn wir annehmen, daß die Regeneration durch die Unterbrechung oder eine starke

Herabsetzung der korrelativen Beziehungen zwischen der Initialengruppe und dem Wurzelmeristem ausgelöst wird. Man kann sich die Sache so vorstellen. Die intakte Initialengruppe steht mit den Nachbarzellen, welche in die Perikambialreihen — direkt oder nach einigen periklinalen Teilungen — übergehen, in einer Wechselwirkung, welche in denselben einen bestimmten Zustand bedingt, der sich aus diesen Zellen auf das ganze Perikambium verbreitet. Dieser Zustand kann einen rein statischen Charakter haben, wir könnten z. B. sagen, es herrsche im ganzen Perikambium eine stationäre Spannung. Jede Unterbrechung der perikambialen Zellreihen hat eine Veränderung dieses Zustandes zur Folge, denn die oberhalb der Unterbrechung stehenden perikambialen Zellen stehen nicht mehr mit Zellen im korrelativen Zusammenhange, welche auf dem kürzesten Wege die Verbindung mit der Initialengruppe vermitteln. Das hat zur Folge, daß sich auch in ihren Nachbarzellen der betreffende Zustand verändern wird usw. Es wird sich von der Stelle, wo die Unterbrechung der perikambialen Zellen stattgefunden hat, die Veränderung der in den Zellen ursprünglich herrschenden „Spannung“ in der Wurzel verbreiten und zwar natürlich in akrofugaler Richtung. Die durchschnittenen Zellen können in den ursprünglichen Zustand zurückkehren, sie können die normale Spannung durch die Vermittelung der intakten, nicht durchschnittenen Nachbarreihen wieder erreichen, wenn sich aus diesen Prozesse, welche den normalen Zustand bedingen, in der queren oder schrägen Richtung in dieselben verbreiten könnten. Wo mehr als die Hälfte des Perikambiums in gleicher Höhe durchschnitten ist, da wird eine solche Vermittelung, da überhaupt die normale Spannung durch eine geringe Anzahl von Zellreihen und zwar jenen, die nicht durchschnitten wurden, unterhalten wird, mit so geringer Intensität vor sich gehen können, daß durch den veränderten Zustand eine Regeneration ausgelöst wird. Wird weniger als die Hälfte (oder eben die Hälfte) des Perikambiums durchschnitten, so wird die Verbreitung der normalen Spannung in schräger oder querer Richtung mit solcher Intensität vor sich gehen können, daß die Intensität des neuen Zustandes unter der Schwelle der zur Auslösung der Regeneration nötigen Intensität bleiben wird. Wenn die Wurzel durch zwei Einschnitte, die in nicht gleicher Höhe geführt werden, verwundet wird, so wird sich an der Seite, welche in einer größeren Entfernung von dem Transversalmeristem verwundet wurde, in die oberhalb des unteren Ein-

schnittes befindlichen Zellen der entgegengesetzten Seite durch eine so beträchtliche Anzahl der Zellen — allerdings in schräger oder querer Richtung — die normale Spannung verbreiten können, daß die Intensität des veränderten Zustandes in den Perikambialzellen nicht die zur Auslösung der Regeneration nötige Schwelle übersteigen wird. Es ist leicht ersichtlich, daß sich in diesem Falle der korrelative Einfluß der Initialengruppe durch viel mehr Zellen und an einer viel bedeutenderen Strecke verbreiten kann als da, wo die Wurzel durch zwei in gleicher Höhe etwa in ein Viertel des Pleroms geführte Einschnitte verwundet wurde.

Aus dem Ergebnisse der Versuche, wo die Wurzel durch zwei in gleicher Höhe, jedoch in ungleiche Tiefe geführte Einschnitte verwundet wurde und wo dann die Regeneration bloß an der oberen Wundfläche des tieferen Einschnittes ausgelöst wird, kann geschlossen werden, daß der durch Unterbrechung der Korrelation veränderte Zustand der Perikambialzellen oberhalb des tieferen Einschnittes intensiver ist, als an der entgegengesetzten Seite, an welcher keine Regeneration vor sich geht. Es scheint auf den ersten Blick, daß es nicht nötig ist anzunehmen, daß die Wurzel in einen einheitlichen Zustand versetzt wird, welcher die Regeneration auslöst, daß vielmehr eine genügende lokale Steigerung des betreffenden Zustandes die Regeneration auslöst und daß diese ohne Beziehungen zu anderen Teilen der Wurzelspitze eben an Stellen, wo der auslösende Faktor am intensivsten ist, vor sich geht. Aber die Betrachtung der interkalaren Regeneration wird uns des Besseren belehren.

Wir können das allgemeine Ergebnis der Versuche mit einem oder zwei Quereinschnitten auch so ausdrücken: Die Korrelation zwischen dem Vegetationspunkt und dem übrigen Wurzelmeristem wird durch das Perikambium vermittelt. Sobald diese Vermittelung durch eine ungenügende Anzahl von Zellen zu stande gebracht wird, so wird eine Regeneration ausgelöst. Wird die Vermittelung durch weniger als die Hälfte des Perikambiumumfanges unterhalten, so werden regenerative Prozesse ausgelöst. Diese Vermittelung kann nicht nur in longitudinaler, sondern auch in der Querrichtung (eventuell auch in der schrägen Richtung) vor sich gehen, was unzweifelhaft daraus hervorgeht, daß Einschnitte, die in gleicher Höhe geführt werden, andere Erfolge haben, als ähnliche, aber in ungleicher Höhe geführte Einschnitte.

Wenn wir im Auge behalten, daß auch das Zellenmaterial, das an der Regeneration teilnehmen soll, für den Vorgang von großer Bedeutung ist, so werden wir auch leicht begreifen, warum nach schräg von oben geführten Einschnitten meist eine interkalare Regeneration stattfindet. Die obere Wundfläche besteht da nur zu einem kleinen Teile aus Zellen, die regenerationsfähig sind und sich zu Initialen umbilden könnten. Es sind dies Zellen am unteren Teile der Wundfläche, der obere Teil reicht schon in die Zone der partiellen Regeneration oder sogar in jene, wo keine Regeneration mehr möglich ist. Diese ungleiche Regenerationsfähigkeit der der Wundfläche anliegenden Zellen kombiniert sich mit dem Umstande, daß die Wundfläche schräg geneigt ist. Wie man sich an Wurzelspitzen, welche durch schräg geführte Schnitte dekapitiert wurden, leicht überzeugen kann, wird die neue Spitze aus dem Zellenmaterial gebildet, welches dem Initialen am nächsten war, also wie man das kurz ausdrücken kann, aus den jüngsten Zellen, welche der Wurzelkörper zur Disposition hat. Wenn dieses Material in geringer Menge vorhanden ist, so kommt es zuweilen zu keiner Regeneration mehr.

Auch nach schräg von oben geführten Einschnitten erscheint die Regeneration in das jüngste Zellenmaterial verschoben und da solches nur an dem unteren Teile der oberen Wundfläche in geringer Menge vorhanden ist, so verbreitet sich der Regenerationsvorgang auch in das jüngste Zellenmaterial der intakten Wurzelhälfte. Hervorzuheben ist nur, daß die Regeneration hier in Zellen verschoben ist, welche keiner Wundfläche anliegen. Jener Zustand, welcher durch die Unterbrechung des Zusammenhanges zwischen der Wurzelspitze und dem Wurzelkörper an einer Seite der Wurzel hervorgerufen wurde, hat sich hier offenbar auch auf die intakte Hälfte verbreitet, denn in dieser geht die Regeneration vor sich. Jene Zellen, welche am besten zur Regeneration befähigt sind und welche von dem die Regeneration auslösenden Faktor am meisten betroffen sind, nehmen an den regenerativen Vorgängen teil. Das sind nach Quereinschnitten offenbar die oberhalb der oberen Wundfläche befindlichen Zellen, denn die Zellen der anderen Seite hängen noch mit der ursprünglichen Haube zusammen, der die Regeneration auslösende Reiz wird hier daher geringer sein als oberhalb des Einschnittes. Das ist auch in Wurzeln der Fall, welche durch schräg von oben geführte Einschnitte verwundet wurden. Da hier jedoch die verwundete Seite der Wurzel nicht Zellen genug besitzt,

welche sich zu Initialen auszubilden vermöchten, so geht die Regeneration an der intakten Seite des Wurzelkörpers vor sich, trotzdem in derselben eine schwächere Veranlassung zur Regeneration vorhanden ist, als an der gegenüberliegenden Seite. Ähnlich läßt sich erklären, daß durch mehrere übereinander geführte Einschnitte eine interkalare Regeneration ausgelöst wird. Die zwischen einzelnen Einschnitten befindlichen Partieen sind keiner Regeneration fähig, dieselbe geht daher in dem jüngsten Zellenmaterial der intakten Wurzelflanke interkalar vor sich. Aber es spielt in diesen Fällen auch die Leitung und Anhäufung der plastischen Stoffe eine große Rolle, was noch später eingehender diskutiert werden soll.

Die Regeneration selbst ist ein komplizierter Vorgang. Doch gilt für die typischen, von uns untersuchten Wurzeln, daß er sich meist nach der Auslösung ganz abspielt. Wir haben zahlreiche Fälle kennen gelernt, wo eine neue Spitze angelegt wird, wo sie jedoch ihr Wachstum früh einstellt. Immer wurden diese Spitzen komplett angelegt: Sie besaßen eine Haube und einen Vegetationspunkt (in unseren meisten Fällen ein Transversalmeristem). Es ließen sich keine Fälle vorfinden, wo sich z. B. eine Haube mit einem Statocytenkomplex entwickelt hätte, worauf keine Differenzierung des Transversalmeristems gefolgt wäre. Wenn sich Statocyten zu differenzieren begonnen haben, so folgte auch eine Differenzierung des Transversalmeristems. Dabei wird vorausgesetzt, daß die Wurzel normalen und günstigen Lebensbedingungen ausgesetzt ist und daß die regenerierenden Partieen genügend ernährt werden. Denn z. B. durch Nahrungsmangel, extreme Temperatur, mechanische Hemmung usw. läßt sich der Regenerationsprozeß jederzeit einstellen. Dadurch wird jedoch, so weit die Wurzel nicht beschädigt wurde, der Regenerationsvorgang bloß auf die Zeit der Einwirkung der hemmenden Einflüsse eingestellt. Der Regenerationsvorgang könnte als identisch mit einer bloßen Callusbildung bloß bis zu dem Stadium aufgefaßt werden, wo in der provisorischen Wurzelhaube Statocyten sich zu differenzieren beginnen. Denn bei den typischen Wurzeln beginnen mit dieser Differenzierung Vorgänge, welche bei einer bloßen Wundheilung nicht auftreten.

Wir haben auch gesehen, daß sich meist eine komplette Wurzelhaube mit einem einheitlichen Statocytenkomplex differenziert und oberhalb derselben ein einheitliches Transversalmeristem anlegt. Der ganze Vorgang ist daher einheitlich und harmonisch geregelt. Ein ganzer Zellenkomplex arbeitet da so, daß auf einen inneren

wechselseitigen Zusammenhang zwischen einzelnen Komponenten desselben geschlossen werden kann. Hingegen verhält sich die ganze Wurzel häufig nicht als ein einheitliches Ganze. Denn es werden z. B. nach schräg von unten geführten Einschnitten zwei neue Wurzelspitzen angelegt, was sicher ganz überflüssig ist und nicht geschehen könnte, wenn sich die Wurzel einheitlich bei der Regeneration verhalten würde. Oder es bilden sich nach zwei von entgegengesetzter Seite geführten Einschnitten zwei neue Spitzen, an dekapitierten und angeschnittenen Wurzeln gehen zwei differente Regenerationen vor sich. Es hängen daher einzelne Teile der Wurzel nicht so zusammen, daß die an einer Stelle ausgelöste Neubildung einer Spitze immer ähnliche Prozesse an anderen Stellen derselben Wurzel verhindern könnte. Jeder Zellenkomplex (von bestimmter Ausdehnung und Zusammensetzung) einer Wurzelspitze kann durch eine entsprechende Reizung zu einem selbständigen Regenerationsvorgang angeregt werden. Hierin verhalten sich also die Wurzeln nicht wie einheitlich und harmonisch arbeitende Zellenkomplexe. Wir haben jedoch gesehen, daß die schwächeren Wurzelspitzen im weiteren Entwicklungsgange der Wurzel meist früh ihr Wachstum einstellen und daß bloß eine Wurzelspitze, mag es die alte oder eine neue sein, die Richtung und Beschaffenheit der ursprünglichen Spitze annimmt. Bloß wenn die Wurzel zwei oder drei gleich starke und in gleicher Weise mit dem Wurzelkörper zusammenhängende Wurzelspitzen besitzt, können dieselben dauernd mit gleicher Intensität und in gleicher Richtung weiter wachsen. Wenn schwache und schwach mit dem Wurzelkörper zusammenhängende Wurzelspitzen ihr Weiterwachstum zu gunsten einer anderen Spitze aufgeben, so kann das verschiedene Ursachen haben. Zunächst eine ungenügende Ernährung. Es ist jedoch kaum wahrscheinlich, daß dieser Faktor primär ist. Wenn die Ernährung während der Anlage der neuen Spitze genügend war, warum reicht sie auch später nicht aus? Wahrscheinlicher ist es, daß die Ernährung der nicht mehr wachsenden Wurzelspitze erst sekundär geringer wurde, nachdem dieselbe ihr Wachstum eingestellt hat. Wenn wir — bis zu einer bestimmten Zeit — durch Abschneiden der wachsenden Spitze den Strom der Nahrungsstoffe einstellen, so können die noch vorhandenen „ruhenden“ Wurzelspitzen ihr Wachstum wieder aufnehmen, zum Beweis, daß ihr Zusammenhang mit dem Wurzelkörper genügend war, um den Zufluß der zum Weiterwachsen nötigen Stoffe zu ermöglichen. Wir müssen daher den

Umstand, daß meist nur eine Spitze weiter wächst, in einer anderen Weise zu erklären suchen. Wenn eine Wurzelspitze in bedeutenderem Maße mit dem Wurzelkörper zusammenhängt als die übrigen Spitzen, so wird sie von Anfang an mehr Nährstoffe erhalten und sie wird stärker wachsen können als die übrigen Wurzelanlagen. Andererseits wäre es auch möglich, daß es auf das die Wurzelanlagen zusammensetzende Zellenmaterial ankommt. Es könnte sein, daß die Wurzelspitzen eine desto geringere Wachstumsfähigkeit besitzen, je größer die Entfernung vom Transversalmeristem ist, in welcher sie entstanden sind. Einige Umstände machen es mir wahrscheinlich, daß dem tatsächlich so ist. Wir haben nämlich gesehen, daß durch Quereinschnitte nur dann eine Regeneration ausgelöst wird, wenn durch denselben mehr als die Hälfte des Pleroms durchschnitten wurde. Obzwar also der Zusammenhang des Wurzelkörpers mit der neuen Spitze immer stärker sein wird als mit der ursprünglichen Spitze, so kommen doch Fälle vor, wo beide Wurzelspitzen gleich stark wachsen. Das ließe sich so erklären, daß die ursprüngliche Spitze aus wachstumsfähigeren Elementen besteht als die neue und daher trotz des schwächeren Zusammenhanges mit dem Wurzelkörper gleich stark mit der neuen Spitze wächst. Außerdem ist auf Versuche hinzuweisen, wo die Wurzel durch zwei schräg von unten geführte Schnitte dekapitiert wurde. Auch wenn die beiden Schnitte in der Mitte des Pleroms zusammentrafen, wenn jedoch der eine Seitenlappen kürzer, der andere länger war und daher eine Anzahl von relativ jüngeren Zellen enthielt, erschien die aus dem längeren Lappen entstandene Wurzelspitze wachstumsfähiger. Hier kam es also sicher nicht auf den Grad der Verbindung der Wurzelanlagen mit dem Wurzelkörper an, insbesondere nicht auf die Mächtigkeit der in die Wurzelspitzen eintretenden Gefäßbündelhälfte.

Der Grad des Zusammenhanges der Wurzelspitzen mit dem Wurzelkörper sowie die Wachstumsfähigkeit des Zellenmaterials bedingen also schon von Anfang an, ob eine Wurzelspitze kräftiger wachsen wird als die andere. Und dies kann korrelativ den Zufluß der Nähr- und Baustoffe zu dieser Wurzelspitze steigern, denn es ist auch sonst bekannt, daß die Organe je nach dem Grade ihrer Wachstumsintensität mit Nährstoffen versorgt werden. Dadurch kann eine Einheitlichkeit im Entwicklungsgang der Wurzel erreicht werden. Dieselbe kommt jedoch bloß dann zum Ausdruck, wenn die Wurzelanlagen von Anfang an irgendwelche Differenzen auf-

weisen, die dann Ausschlag geben, welche Wurzelspitzen verkümmern sollen. Gibt es keine solche Differenzen, so wachsen die Wurzelspitzen alle gleich stark weiter, obzwar das natürlich für die Pflanze selbst nicht zweckmäßig ist. Man kann hieraus schließen, daß der Endeffekt, welcher sich im Wachstum und der Wachstumshemmung einzelner Wurzelspitzen zeigt, im materiellen System der verwundeten Wurzeln liegt und daß dieses System selbst über das Schicksal einzelner Wurzelanlagen entscheidet.

Wir haben gesehen, daß sich die nach einer Verwundung entstandenen Wurzelanlagen in ihrem weiteren Entwicklungsgang von ihrem Verhalten während der Regeneration beträchtlich unterscheiden können: Eine Wurzel kann mehrere Wurzelspitzen regenerieren, welche während der Regeneration keine solche wechselseitige Beziehungen aufweisen, die eine Hemmung irgend eines Regenerationsvorganges zur Folge hätten. Jede Regeneration geht also selbständig vor sich, ein Vorgang wird durch den anderen, auch wenn beide in beträchtlicher Nähe vor sich gehen, nicht gehemmt oder gestört. Jede einzelne Auslösung hat meist — wenn nur die formalen Bedingungen eingehalten werden — einen selbständigen Regenerationsvorgang zur Folge. Dies ist nur dann nicht immer der Fall, wenn die Wurzel durch zwei gleiche, von entgegengesetzter Seite in gleicher Höhe geführte Einschnitte verwundet wird. Dann kann sich an beiden Einschnitten je eine neue Spitze bilden, ihre Entwicklung geht zunächst ganz selbständig vor sich. Ist der Zusammenhang der ursprünglichen Spitze mit dem Wurzelkörper genug groß, so bleiben die beiden neuen Wurzelspitzen selbständig, allerdings stellen sie bald ihr Wachstum ein. Ist der Zusammenhang schwächer, so gesellt sich später zu den zwei Wurzelanlagen eine dritte interkalar entstehende, worauf erst durch innere Umdifferenzierung (nicht durch tatsächliches Verwachsen) die drei Anlagen zu einer einzigen einheitlichen Wurzelspitze verschmelzen. Hier wird also später, nachdem schon die Regenerationsvorgänge anfangs an drei Stellen selbständig vor sich gegangen sind, eine einheitliche Wurzelspitze gebildet. Aber es kommen auch Fälle vor, daß sich oberhalb der beiden Einschnitte von Anfang an eine einheitliche neue Spitze ausbildet. Offenbar kombiniert sich der Einfluß beider Einschnitte, wenn der Zusammenhang zwischen der ursprünglichen Wurzelspitze und dem Wurzelkörper ganz gering ist, so daß dann die Vorgänge jenen ähnlich sind, die man nach einer Dekapitation beobachtet. Wenn sich

nach einem Ringeleinschnitt, welcher das Perikambium durchdrungen hat, eine einheitliche neue Spitze bildet, so hat das dieselben Ursachen wie in dem soeben erwähnten Fall mit zwei tief geführten Einschnitten. Übrigens gibt es hier, wenn der Einschnitt überall gleich tief geführt wird, keine Differenz in den Verhältnissen, die zu Gunsten einer Stelle derart Ausschlag geben könnte, daß sich an derselben die Regenerationsvorgänge anders abspielen könnten als an den übrigen Teilen des Ringeleinschnittes.

Die bisherigen Betrachtungen haben uns zum Schluß gebracht, daß die Neubildung einer Wurzelspitze durch eine genügend große Hemmung oder eine gänzliche Unterbrechung des korrelativen Zusammenhanges zwischen der Initialengruppe und dem Wurzelmeristem ausgelöst wird. Die Hemmung oder Unterbrechung der korrelativen Beziehungen wird am einfachsten durch ein Durchschneiden jener Zellreihen zustande gebracht, welche die betreffenden Beziehungen vermitteln. Aber es ist auch eine andere Unterbrechung denkbar; wenn es z. B. möglich wäre, die entscheidenden Zellreihen in einer bestimmten Zone zu lähmen, in einen Starrezustand zu bringen, so könnten dann vielleicht die Zellen die korrelativen Beziehungen nicht in genügendem Maße vermitteln und oberhalb der gelähmten Zone könnte eine Regeneration stattfinden, die hier wohl den Charakter einer interkalaren Regeneration besäße. Ich habe derartige Versuche nicht angestellt, aber sie sind wohl denkbar. Der Starrezustand könnte durch Plasmolyse, extreme Temperaturen, Narkotisierung usw. herbeigeführt werden (vgl. Strasburger II, Fitting I).

Viel einfacher wäre der Versuch, wo man die Initialengruppe selbst in einen derartigen Starrezustand versetzen würde, so daß sich das Wurzelmeristem nicht in jenem stationären normalen Zustand erhalten könnte, wo keine Regeneration ausgelöst wird. Man könnte ja leicht die äußerste Wurzelspitze allein plasmolysieren, narkotisieren oder durch extreme Temperaturen affizieren, vielleicht könnten dadurch oberhalb der in einen abnormen Zustand gebrachten Wurzelspitze ein regenerativer Vorgang ausgelöst werden.

Wenn zwar der Regenerationsvorgang durch die Hemmung oder Unterbrechung der korrelativen Beziehungen ausgelöst wird, so hängt doch die Auslösung sowie der Regenerationsvorgang selbst von zahlreichen äußeren und inneren formalen Bedingungen ab. Außerdem ist es jedoch möglich, daß sich mehrere Faktoren kombinieren können und eine Regeneration eben nur in ihrer bestimmten

Kombination auslösen können, wo keiner von den Faktoren isoliert dieselbe auszulösen vermag. Es handelt sich um Fälle, welche in gewisser Beziehung der Nollschen heterogenen Induktion analog wären (Noll Ia). Ich meine, daß eine solche Kombination von wenigstens zwei Faktoren in jenen Fällen vorliegt, wo die Wurzel durch schräg geführte Schnitte dekapitiert, oder bloß angeschnitten wird.

Wird eine Wurzel schräg von unten angeschnitten, so genügt schon ein zur Mitte des Pleroms geführter Schnitt, um eine Regeneration auszulösen. Der durch den Einschnitt entstandene Seitenlappen wird zu einer neuen Spitze umgebildet. Dagegen haben wir feststellen können, daß durch einen Quereinschnitt nur dann eine Regeneration hervorgerufen wird, wenn derselbe über die Hälfte des Pleroms geführt wird. Das abweichende Verhalten der schräg von unten angeschnittenen Wurzeln könnte sich so erklären lassen, daß der Regenerationsvorgang eher ausgelöst wird, wenn an die Wundfläche Zellen von zu- oder abnehmendem Alter und daher von zu- oder abnehmender Regenerationsfähigkeit angrenzen. Dagegen spricht entschieden die Erfahrung, welche wir an schräg von oben angeschnittenen Wurzeln gemacht haben, wo der Einschnitt meist tiefer als zur Mitte des Pleroms geführt werden muß, wenn überhaupt eine Regeneration veranlaßt werden soll, obzwar doch die Wundfläche ebenfalls aus Zellen von zunehmendem Alter besteht. Viel wahrscheinlicher erscheint mir die Annahme, daß die Nährstoffleitung in diesen Fällen entscheidend ist.

Die Bau- und Betriebsstoffe werden in der intakten meristematischen Wurzelspitze wohl vorwiegend in der Längsrichtung geleitet, wobei wohl schon dem prokambialen Zentralstrang eine große Bedeutung zukommt. Daneben muß aber die Stoffleitung auch in der schräg basifugalen, eventuell auch in der radialen Richtung stattfinden, denn sonst wäre die Ernährung z. B. der Dermatogenzellen undenkbar. Aus mehreren Versuchen schließe ich, daß die Stoffleitung in der schräg basipetalen Richtung in der Spitze viel leichter vor sich geht, als in der Querrichtung, in der basipetalen oder schräg basipetalen Richtung geht in einer typischen Wurzelspitze die Leitung von plastischen Stoffen gar nicht vor sich. Es müssen sich danach in Seitenlappen, die durch schräg von unten geführte Einschnitte hergestellt werden, die plastischen Stoffe stark ansammeln. Diese Anhäufung könnte nun den Faktor abgeben, welcher sich mit der Hemmung der oben besprochenen korrelativen Beziehungen kombiniert und zur Aus-

lösung der Regeneration beiträgt. Denn wie schon betont wurde, wird die Regeneration durch einen gleich tiefen Quereinschnitt nicht ausgelöst, auch wenn derselbe in der Höhe geführt wird, wo der schräge Einschnitt einsetzt. Daß tatsächlich in einem Seitenlappen die zugeleiteten Stoffe angehäuft werden, beweist der Umstand, daß sich in demselben Stärke deutlich früher ansammelt als oberhalb eines ebenso tiefen Quereinschnittes.

In Wurzeln, welche durch schräg von oben geführte Einschnitte verwundet wurden, liegen jedoch die Verhältnisse anders. Da bewegt sich zwar der Strom der plastischen Stoffe entlang der Wundfläche, er kann sich aber unterhalb des Einschnittes in der Wurzelspitze verbreiten und verteilen, so daß hier nie eine solche Ansammlung entstehen kann, wie in einem Seitenlappen. Daher kombiniert sich auch die Ansammlung von plastischen Stoffen nicht mit der Hemmung der korrelativen Beziehungen zwischen der Initialengruppe und dem Wurzelmeristem, es muß der Einschnitt meist so tief geführt werden, wie bei Quereinschnitten, wenn eine Regeneration ausgelöst werden soll.

Die Stauung und Anhäufung von plastischen, akropetal strömenden Nährstoffen kann daher an sich selbst keine Regeneration auslösen, wohl kann sie jedoch in Kombination mit dem zweiten Faktor und zwar mit der Hemmung bestimmter Korrelationen auslösend wirken. Man muß daher mit diesem Faktor überall dort handeln, wo die Wurzel durch schräg geführte Schnitte verwundet wird. Wird z. B. eine Wurzel durch einen schrägen Schnitt dekapitiert, so werden sich die plastischen Stoffe in der äußersten Spitze anhäufen, hier wird auch sehr früh Stärke abgelagert und die Regeneration ausgelöst. Allerdings genügt dieser Faktor allein nicht, um die Lokalisation der Regenerationsvorgänge bei schräger Dekapitation zu erklären. Vor allem wäre nicht zu begreifen, warum eine wenig geneigte Dekapitation diese Lokalisation bei partieller Regeneration zur Folge hat, bei direkter jedoch nicht. Immerhin muß mit dem besprochenen Faktor gerechnet werden, insbesondere auch in Versuchen, wo die Wurzel durch zwei schräg geführte Schnitte dekapitiert wurde, auch da, wo eine schräg dekapitierte Wurzel noch gespalten wird. Dabei kommt nicht der Umstand in Betracht, daß bestimmte Zellen nicht genügend ernährt werden, denn es werden offenbar zu allen Zellen Nährstoffe zugeleitet, ausschlaggebend ist höchst wahrscheinlich der Umstand, daß sich die Nährstoffe aus bestimmten Zellen in schräg basifugaler

Richtung weiter bewegen können. Sie werden erst da aufgestaut, wo sie weder in dieser, noch in longitudinaler Richtung weiter strömen können, also in der jeweiligen äußersten Spitze. Es entsteht dadurch ein relativer Unterschied in der Verteilung der plastischen Stoffe an der Wundfläche, wo einige Partieen übernährt erscheinen, und es kommt offenbar bei der Kombination mit anderen, die Regeneration auslösenden Faktoren auf diese relativen Unterschiede an.

Als Ergebnis meiner vorstehenden Ausführungen kann ich daher anführen, daß den auslösenden Faktor bei der Regeneration eine genügend große Hemmung oder Unterbrechung der korrelativen Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem übrigen Wurzelmeristem vorstellt, daß sich jedoch dieser Faktor mit der Verteilung und Ansammlung der der Wurzelspitze zuströmenden plastischen Stoffe kombinieren kann, so daß in einigen Fällen, wo die Hemmung der Korrelationen an sich zur Auslösung der Regeneration nicht hinreichen würde, die Anhäufung der plastischen Stoffe in Kombination mit dem ersteren Faktor dies tut. Die relativen Unterschiede in der Verteilung der plastischen Stoffe können weiter die Lokalisation der Regenerationsvorgänge bedingen.

Wir können nun zur Besprechung der Seitenregeneration übergehen. Es handelt sich bei derselben um zwei Vorgänge, erstens um die Ergänzung des Vegetationspunktes, zweitens um die Ergänzung des Wurzelmeristems. Diese beiden Prozesse kombinieren sich und treten typisch nach einer Längsspaltung der Wurzel auf. Bei *Vicia faba* verändern dabei die Zellen des Transversalmeristems ihre Teilungs- und Wachstumsrichtungen, so daß dann eigentlich ein neues Transversalmeristem differenziert werden muß. Dies tritt jedoch nur dann auf, wenn der Vegetationspunkt durch den Schnitt etwa halbiert wird. Wird derselbe tangential geführt, so ergänzt sich das Transversalmeristem durch einfache tangentiale Teilungen. Durch einen radialen Einschnitt, der nicht bis zur Mitte der Initialengruppe geführt wird, wird ebenfalls eine bloße Ergänzung derselben ausgelöst. Wird der Einschnitt nicht radial, sondern tangential geführt, so wird der im Seitenlappen befindliche Teil der Initialen plasmaarm und callusartig, der größere Teil ergänzt sich zu einem vollständigen Vegetationspunkt. Die auf eine Ergänzung des Transversalmeristems hinzielenden Prozesse werden also durch jede, auch eine sehr oberflächliche Verwundung desselben ausgelöst. Anders verhält es sich mit der Zweiteilung des Vege-

tationspunktes. Diese wird nicht nur durch eine vollständige Halbierung, sondern auch durch einen radialen, tiefer als zur Mitte des Vegetationspunktes und schließlich auch durch zwei radiale, von entgegengesetzten Seiten etwa in ein Drittel desselben geführte Längseinschnitte ausgelöst. Jedenfalls muß mehr als die Hälfte (etwa zwei Drittel) der Initialen in einer radialen Richtung durchschnitten werden, wenn zwei neue Initialengruppen entstehen sollen. Es gibt hier kein spezielles Gewebe, welches die Beziehungen zwischen einzelnen Teilen des Transversalmeristems vermitteln würde, soll eine Zweiteilung der Initialengruppe hervorgerufen werden, so wird das immer dann erreicht, wenn das Transversalmeristem so verwundet wird, daß es in zwei bloß etwa durch ein Drittel der Zellen zusammenhängende ungefähr gleich große Partieen geteilt wird. Sind diese Partieen deutlich ungleich groß, so wird im allgemeinen nur eine neue Initialengruppe aus der größeren Partie gebildet, die kleinere stellt ihre Weiterentwicklung früh ein.

Bei der Ergänzung des Wurzelmeristems kommt dagegen dem Perikambium ebenfalls eine besonders große Bedeutung zu, allerdings in einem anderen Sinne als bei der Neubildung der Wurzelspitze.

Wird bloß die Rinde verwundet, so tritt kein spezieller Ergänzungsvorgang auf. Zwar werden einige Scheidewände parallel mit der Wundfläche gebildet, aber es entsteht kein spezielles Ergänzungsmeristem. Trifft der Schnitt die inneren Periblemschichten, so erscheint eine größere Anzahl von Teilungen, die parallel mit der Wundfläche vor sich gehen, aber sie werden früh eingestellt. Erst wenn der Schnitt das Perikambium trifft, oder direkt an demselben endigt, so daß es vom Wundreiz getroffen wird, tritt ein besonderes Meristem auf, welches zunächst im Perikambium erscheint und aus demselben einerseits ins Plerom, andererseits in die innere Rinde sich verbreitet. Die Verwundung des Perikambiums oder seine starke Affektion durch den Wundreiz löst die Seitengeneration aus. Eine Verwundung des Pleroms ist keineswegs nötig, obzwar der Vorgang mit größerer Intensität vor sich geht, wenn auch das Plerom verwundet wird. Jede lokale Unterbrechung des Perikambiums ruft also Vorgänge hervor, welche mit der Seitenregeneration identisch sind. Das gilt natürlich bloß für die meristematische Zone des Wurzelkörpers. Diese Vorgänge können von einer Ergänzung des Transversalmeristems ganz gesondert vor sich gehen, denn sie werden auch ausgelöst, wenn der Vegetationspunkt selbst intakt bleibt.

Schließlich haben wir die Frage zu beantworten, ob zur Zweiteilung des Pleroms eine vollständige Halbierung der Wurzelspitze nötig ist. Das ist nicht der Fall. Jedoch genügen dazu nicht zwei an entgegengesetzter Seite geführte radiale Längseinschnitte, welche eben das Perikambium durchschnitten haben. Dadurch werden bloß zwei Seitenregenerationen hervorgerufen, welche zur Heilung der Einschnitte sowie zum Verschluß des Perikambiums führen. Es muß mehr als die Hälfte (etwa zwei Drittel) des Perikambiums durchschnitten werden, einerlei ob dies durch einen oder zwei radiale Längseinschnitte geschehen ist, wenn das Plerom in zwei Partieen, die sich dann gegeneinander abgrenzen würden, geteilt werden soll. Hierin verhält sich also das Plerom ähnlich wie das Transversalmeristem. Wird das Plerom derart in zwei Partieen geteilt, daß dieselben in der Querrichtung durch etwa nur ein Drittel der Zellen zusammenhängen, so teilt sich das Plerom in zwei gegeneinander abgegrenzte, jedoch durch Periblemelemente zusammenhängende Partieen. Ist der Vegetationspunkt bei dieser Verwundung intakt geblieben, so übt auf ihn die Zweiteilung des Pleroms nicht den geringsten Einfluß aus. Wird jedoch eine dekapitierte Wurzel derart verwundet, daß im Bereiche des Regenerationsvorganges das Plerom sich in zwei Partieen teilt, so werden auch zwei neue Vegetationspunkte gebildet.

Bei Besprechung der Frage, welche Faktoren die Bildung einer neuen Spitze auslösen, sind wir zum Resultate gekommen, daß es die Hemmung einer genügend starken Beziehung zwischen dem Vegetationspunkt und dem Wurzelmeristem ist und daß diese Beziehungen durch das Perikambium vermittelt werden. Was die Seitenregeneration betrifft, so kann dem Perikambium eine analoge Bedeutung in der Beziehung zugesprochen werden, daß an jenen Stellen, wo der tangentiale Zusammenhang der perikambialen Zellreihen unterbrochen wird, Prozesse ausgelöst werden, welche nicht nur zur Wiederherstellung des Zusammenhanges, sondern auch zur Bildung einer neuen Rinde sowie eines neuen Dermatogens an den betreffenden Stellen führen. Hingegen kommt bei der Auslösung einer Zweiteilung des Pleroms dem Perikambium keine analoge Bedeutung zu. Wenn dem so wäre, so müßte schon eine einfache Durchschneidung des Perikambiums an zwei in gleicher Höhe befindlichen Stellen (die eventuell von einer bestimmten Ausdehnung sein müßten) eine Zweiteilung des Pleroms nach sich ziehen, was nicht beobachtet wurde. Die korrelativen Beziehungen zwischen

einzelnen Teilen des Pleroms werden durch alle seine Elemente mit gleich großer Intensität vermittelt, so daß eine Zweiteilung erst dann veranlaßt wird, wenn mehr als die Hälfte des Pleroms radial durchschnitten wird.

Die Zweiteilung des Pleroms ist natürlich ein ganz anderer Vorgang als die Neubildung einer Spitze. Es handelt sich bei ihr um die Bildung von einer Gruppe von Periblemzellen im Plerom selbst, wodurch es in zwei (oder auch mehr) Partieen getrennt wäre, die sich dann durch eine Ergänzung der Perikambialschicht gegen das Trennungsperiblem umgäben. Es handelt sich also nicht um eine Neubildung des Pleroms — die der Neubildung eines Vegetationspunktes analog wäre, sondern um eine bloße Neubildung eines die Pleromelemente trennenden Gewebes, sowie um die Ergänzung des Perikambiums.

IX. Allgemeines über die Neubildung der Wurzelspitze.

Die Neubildung oder Ergänzung einer Wurzelspitze könnte in verschiedener Art zustande kommen. Tatsächlich sind die Regenerationsvorgänge ziemlich monoton. Die Pflanzen besitzen jedoch die Fähigkeit unter verschiedenen Bedingungen, welche durch die Form der regenerierenden Wurzelteile oder durch die Eigenschaften des an der Regeneration beteiligten Zellenmateriales geschaffen werden, diese Regenerationsarten zur Geltung zu bringen, so daß in den meisten Fällen eine normale neue oder ergänzte Wurzelspitze resultiert. Und darin, wie die einzelnen Gewebesysteme bei der Regeneration benützt werden können, liegt das größte Interesse beim Verfolgen der Bildungs- und Ergänzungsprozesse nach den verschiedenartigen Verwundungen.

Wenn der Wurzel von *Vicia faba* durch einen Schnitt die Haube von dem Transversalmeristem, welches hier gleichsam als ein Calyptrogen fungiert, genommen wird, so werden dadurch keine spezifischen Vorgänge hervorgerufen. Das Transversalmeristem fungiert wie früher, es produziert auch für die Haube neue Zellen, durch welche dieselbe allmählich wieder zur ursprünglichen Mächtigkeit ergänzt wird. Wie sich die Sache bei Wurzeln verhält, welche ein scharf getrenntes Calyptrogen und Dermatogen besitzen (wie

es z. B. für die Gramineen typisch ist), wenn ihnen das Calyptrogen ohne Verletzung des Dermatogens (eventuell der Initialengruppe des Wurzelkörpers) abgeschnitten wäre, habe ich nicht untersucht. Wirkliche Regenerationsvorgänge erscheinen erst dann, wenn der Vegetationspunkt selbst (d. h. die Initialengruppe) abgeschnitten oder verwundet wird, oder wenn die korrelativen Beziehungen zwischen der Initialengruppe und dem Wurzelmeristem genügend stark gehemmt werden.

Sofern nach einer Dekapitation die neue Spitze an der ganzen Wundfläche gebildet wird, so ist es wohl begreiflich, daß sofort eine radiär gebaute neue Spitze von typischer Beschaffenheit gebildet wird. Die Art, wie sich dieselbe differenziert, haben wir schon eingehend besprochen, hier sollen nur einige allgemeine Bemerkungen über diesen Prozeß angeführt werden. Bei allen typischen Wurzeln, die untersucht wurden, beginnt die Regeneration mit der Differenzierung einer Callushypertrophie, die zur Wurzelhaube wird und in welcher sich ein Statocytenkomplex differenziert. Ist die regenerierende Wurzel genügend ernährt, so folgt hierauf immer die Bildung eines neuen Vegetationspunktes. Niemals wird eine Callushypertrophie mit einem Statocytenkomplex gebildet, wenn die Dekapitation in einer Zone durchgeführt wurde, welche keiner Regeneration mehr fähig ist. Zwar kann auch da eine Callushypertrophie entstehen, in den dieselbe zusammensetzenden Zellen können Stärkekörner abgelagert werden, welche zuweilen bedeutend größer sind als jene, die man im Statocytenkomplex vorfindet, sie erscheinen jedoch nicht unter dem Einfluß der Schwerkraft beweglich. Auf die Entstehung der provisorischen Wurzelhaube folgt die Differenzierung eines bogenförmig die Haube vom Wurzelmeristem abgrenzenden Meristems, an dessen Scheitel sich die neue Initialengruppe ausbildet. Es ist nichts befremdliches, daß das Resultat dieser Vorgänge eine radiär gebaute neue Spitze ist, denn der regenerative Prozeß geht ringsherum an der Wundfläche ganz gleichartig vor sich.

Wenn jedoch die Wurzel durch einen oder zwei schräg nach unten geführte Schnitte dekapitiert wird, wenn sie durch seitliche Einschnitte in verschiedenen Richtungen verwundet wird, wo die Wundfläche weder nach den physiologischen Eigenschaften der an dieselbe angrenzenden Zellen, noch in ihrer Form radiär ist und wenn dennoch schließlich eine radiäre Spitze entsteht, so muß das auf die Tätigkeit von spezifischen, die Regenerationsvorgänge be-

herrschenden Faktoren zurückgeführt werden. Wir sehen ja, daß z. B. bei einer Wurzel, welche durch einen Quereinschnitt verwundet wurde, die Wundfläche ungefähr halbkreisförmig ist, das Plerom, aus dem doch der größte Teil der Initialenzellen entstehen soll, liegt da exzentrisch, an der inneren Seite fehlt das Periblem vollständig. Die neu entstehende Spitze erscheint zwar nicht sofort radiär, denn an ihrer inneren, der ursprünglichen Spitze zugekehrten Seite ist z. B. noch drei Tage nach der Verwundung das Periblem unvollständig und schwächer entwickelt, die Epidermis fehlt da meist, aber es ist ein radiär gebautes Transversalmeristem vorhanden, durch dessen Tätigkeit radiäre Zonen gebildet werden. Das primäre ist also die Bildung einer radiären Initialengruppe. Die Initialen für das Periblem an der inneren Seite der neuen Spitze werden aus Pleromelementen gebildet, an den übrigen Seiten aus dem Periblem. Ist die Zahl der Zellen, welche Pleromelemente abgeben könnten, zu gering, so wird dieselbe durch Längsteilungen vermehrt. Das bogenförmige, die provisorische Wurzelhaube vom Wurzelmeristem abgrenzende Meristem entsteht in recht verschiedener Weise. Wo es nur quergestellte Scheidewände gibt, da werden die nötigen schräg orientierten Wände durch besondere Bogenteilungen gebildet, wo die nötigen schräg orientierten Wände durch ungleichmäßiges Längenwachstum die nötige Lage erreicht haben, bleiben die Bogenteilungen aus. In allen Versuchen, wo durch Seiteneinschnitte die Regeneration ausgelöst wurde, läßt sich gut beobachten, daß spezifisch orientierte Scheidewände nur nach Bedarf durch entsprechend orientierte Teilungen gebildet werden. Sie erscheinen an der äußeren Seite eines an der oberen Wundfläche des Einschnittes entstehenden Regenerates im Periblem, an der inneren im Plerom, wenn hier jedoch ebenfalls Periblemreihen zur Bildung der neuen Spitze beitragen, so erscheinen sie auch an der inneren Seite des Regenerates.

Und so entsteht ein regelmäßiges bogenförmiges Meristem auch bei Wurzeln, welche durch schräg von unten geführte Einschnitte verursacht wurden, wo viel mehr Periblemschichten an dem Vorgang teilnehmen als bei Regenerationen, die durch Quereinschnitte ausgelöst wurden. Da sieht man auch, daß zur Bildung des Statocytenkomplexes das geeignetste und am wenigsten für die Regeneration selbst brauchbare Zellenmaterial benutzt wird, nämlich das Periblemmaterial des Seitenlappens. Das bogenförmige Meristem entsteht immer in einer solchen Höhe, daß an der Differenziation

der neuen Initialengruppe eine genügend große Anzahl der Plerom-reihen teilnehmen kann. Wenn man daher Wurzeln mit einander vergleicht, welche durch verschieden stark geneigte schräge Einschnitte verwundet wurden, so wird man finden, daß die provisorische Haube verschieden lang ist, denn das bogenförmige Transversalmeristem entstcht immer ungefähr in solcher Höhe des Seitenlappens, daß es eine genügende Anzahl von Pleromreihen umfaßt, daher es vom Ende des Seitenlappens in Wurzeln, wo der Einschnitt mit der Querrichtung einen größeren Winkel schloß, mehr entfernt war als in solchen, wo dieser Winkel kleiner war. Dasselbe gilt von Wurzeln, welche schräg dekapitiert wurden. Hier kombiniert sich eine Seitenregeneration mit der Neubildung der Spitze derart, daß radiäres Transversalmeristem entsteht, obzwar an der Regeneration kaum mehr als die Hälfte der Wundfläche teilnimmt.

Es ist möglich, den Regenerationsvorgang an dekapitierten Wurzeln noch dadurch in bestimmte Teile der Wundfläche zu lokalisieren, daß man die Wurzel dicht oberhalb der Dekapitationswundfläche mit einem seitlichen Einschnitt versieht. Obzwar hier besonders die provisorische Haube und in Zusammenhang damit das bogenförmig verlaufende Meristem unter recht atypischen Verhältnissen angelegt werden, wird dennoch auch hier ein radiäres Transversalmeristem gebildet. Diesen Regenerationsvorgängen sehr ähnlich sind jene, welche an angeschnittenen, eingegipsten und nach der Befreiung aus dem Gipsverbande völlig der Spitze beraubten Wurzeln zu beobachten sind. Auch hier wird die Regeneration an eine Hälfte des Wurzelmeristems beschränkt, dennoch resultiert ein radiäres Transversalmeristem.

Es ist ein wichtiges Problem, wie es der Pflanze ermöglicht wird, unter so verschiedenen Bedingungen ein gleiches Regenerat zu produzieren und wir werden zu demselben noch zurückkehren.

Bei der Regeneration der Wurzelspitze müssen neue, relativ unbegrenzt teilungsfähige Zellen geschaffen werden. Denn die Initialen, welche derartige Zellen vorstellen, werden bei einer Dekapitation vollständig entfernt, und wenn die Regeneration durch Einschnitte ausgelöst wird, so werden ebenfalls für die neue Spitze ganz neue Initialen geschaffen. Eine dekapitierte oder angeschnittene Wurzel könnte einfach in der Weise weiter wachsen und neue Zellen produzieren, daß sich in jeder Zellreihe eine Initiale

differenzieren würde, wobei die neu entstehenden Zellen teils der Wurzelhaube, teils dem Wurzelkörper zufallen würden. Es wäre dies eine Regeneration ohne Auftreten von spezifisch gerichteten Scheidewänden, ähnlich etwa, wie das in den dekapitierten Farnwurzeln der Fall ist. Eine solche einfache Initialenbildung tritt bei einer wirklichen Regeneration der Wurzelspitze nicht auf. Vielmehr ist dieselbe mit dem Auftreten von spezifisch gerichteten Scheidewänden (z. B. den Bogenteilungen) verbunden, welche schließlich zu jener Anordnung der Zellen und Zellreihen führen, wie sie in intakten Wurzelspitzen vorhanden ist. Mit zunehmender Entfernung vom Vegetationspunkt wird die Fähigkeit, Initialen zu differenzieren, immer mehr auf das Perikambium beschränkt. Zunächst geht dieselbe den äußeren Rindenzellen verloren, später bleibt sie nur den innersten Rindenschichten, dem Perikambium und dem Plerom erhalten, in einer noch größeren Entfernung vom Transversalmeristem büßen diese Fähigkeit alle Zellschichten, das Perikambium ausgenommen, ein. Alle übrigen Zellen haben sich derart spezialisiert, daß sie für immer die Fähigkeit verloren haben, wieder embryonal zu werden und eventuell Initialen zu werden. Wir wissen nicht, worin diese irreparable Spezialisation besteht, es gibt doch z. B. in Blättern im Dauerzustand befindliche Epidermiszellen, die also ziemlich hoch spezialisiert sind, aber unter bestimmten Umständen gefurcht und embryonal werden können. Noch unbegreiflicher ist uns heute der Umstand, daß in den untersuchten Farnwurzeln keine einzige Zelle des meristematischen Wurzelkörpers imstande ist, die Terminalzellen zu vertreten, obzwar es sich doch um Zellen handelt, welche noch ziemlich lange nach der Dekapitation teilungsfähig bleiben. Hier beschränkt sich die Teilungsfähigkeit auf bestimmte Zellen der Endodermis, welche jedoch nicht anders als Terminalzellen von Seitenwurzeln zu fungieren vermögen.

Die durch die Längsspaltung von Wurzelspitzen ausgelösten Vorgänge bestehen darin, daß sich die der Wundfläche benachbarten Zellen durch tangentiale, mit der Wundfläche parallele Scheidewände reichlich zu teilen beginnen. Wir haben jedoch gesehen, daß nur in den jüngsten Teilen der Wurzelspitze, also in erster Reihe im Transversalmeristem und den demselben anliegenden meristematischen Zellen des Wurzelkörpers alle Zellen, die der Wundfläche benachbart sind, an dieser Seitenregeneration sich beteiligen. Im übrigen meristematischen Wurzelkörper beteiligen

sich an der Seitenregeneration bloß Peromzellen und die innersten Rindenschichten. Durch diese Teilungsvorgänge wird auch die Anordnung der Initialen im Transversalmeristem bedeutend verändert, so daß eigentlich später eine ganz neue Initialengruppe differenziert werden muß. Im allgemeinen hören die tangentialen Teilungen im Bereiche des Transversalmeristems früher auf als im hinteren Wurzelmeristem, und sobald dies geschehen ist, wird ein neues Transversalmeristem differenziert. In dem meristematischen, hinter dem Transversalmeristem liegenden Wurzelkörper gehen noch eine Zeit lang die tangentialen Teilungen weiter vor sich, aber sie werden durch Querteilungen (wo die Teilungsfigur mit der Wurzelachse parallel orientiert ist) abgelöst, noch bevor die Wurzel die neue Hälfte vollständig herausgebildet hat. Es ist hier daher niemals die Seitenregeneration vollständig, weil die tangentialen Teilungen zu früh durch Querteilungen abgelöst werden. Wenn dann während des späteren Entwicklungsganges der Wurzel die Spitze vollkommen radiär wird, so daß sie am Querschnitt radiär erscheint, so bezieht sich dies auf die neuen Zonen, welche durch die Tätigkeit des neuen Transversalmeristems entstanden sind. Es muß also zunächst das Transversalmeristem radiär werden, was entweder durch entsprechende Zellteilungen zu Stande kommt, aber auch dadurch, daß einzelne dicht hinter dem Transversalmeristem vor sich gehende Längsteilungen ausbleiben. Aber auch im Transversalmeristem selbst können einige peripher gelegene Initialen ihre weitere Tätigkeit aufgeben, so daß dasselbe in verschiedener Weise radiär werden kann. Eine vollkommene Regeneration geht also nur im Transversalmeristem vor sich. Es wäre daher gut, bei der Seitenregeneration zwei regenerative Vorgänge zu unterscheiden: Einmal die Herstellung eines radiären Transversalmeristems, das anderemal die unvollkommene Ergänzung der fehlenden Hälfte des Wurzelmeristems, welchen zweiten Vorgang man auch als Seitenregeneration s. str. bezeichnen könnte. Der erste Vorgang besteht in der Differenzierung von Zellen, welche einer andauernden Teilung fähig wären, die eine ganz bestimmte gegenseitige Lagerung aufweisen und in welchen die neu auftretenden Scheidewände ganz gesetzmäßig orientiert sind. Es sind daher zwei Momente, welche hier wichtig sind; erstens die Differenzierung von Zellen, welche einer andauernden Teilung fähig wären, zweitens das Erreichen von ganz bestimmten Form- und Strukturverhältnissen, dieselben Momente, welche auch bei

der Bildung neuer Spitzen an seitlich angeschnittenen oder dekapitierten Wurzeln in Betracht kommen.

Der zweite Vorgang ist vom ersten prinzipiell verschieden. In ihm handelt es sich nicht um die Differenzierung von andauernd teilungsfähigen Zellen. Es wird da bloß das Auftreten von einem vorübergehend arbeitenden Meristem veranlaßt, was ja auch ganz natürlich ist, denn sonst würde sich das Wurzelmeristem andauernd verdicken. Aber, wie mehrmals schon hervorgehoben wurde, es dauert die Tätigkeit dieses Meristems sogar zu kurz, als daß es eine vollständige Ergänzung der Wurzelhälfte herbeiführen könnte. In den vom Transversalmeristem entfernteren Zonen hängt das sicher damit zusammen, daß ihre Zellen die Teilungsfähigkeit während des Regenerationsvorganges überhaupt eingebüßt haben. Das kann jedoch nicht für die dem Transversalmeristem näher gelegenen Zonen gelten, denn in diesen weisen Zellen des erwähnten Meristems nach Aufhören der tangentialen Teilungen noch lange Querteilungen auf. Diese Erscheinung hängt wohl mit dem Längenwachstum der Wurzel zusammen, welches doch auch während der Seitenregeneration vor sich geht. Wenn bloß tangentiale Teilungen an der verwundeten Seite während des ununterbrochenen Längenwachstums der Wurzel vor sich gehen würden, so müßten an der regenerierenden Seite lauter sehr lange, schlauchförmige Zellen entstehen, was offenbar ein ganz abnormer Zustand wäre. Es müßte das Längenwachstum stark herabgesetzt oder gar eingestellt werden, wenn dies vermieden werden sollte. Aber es ist noch ein anderer Ausweg möglich, nämlich. daß Längsteilungen und zwar hier tangentiale Teilungen mit Querteilungen bei der Seitenregeneration abwechseln. In dieser Abwechslung könnte man das Resultat einer Autoregulation erblicken, wodurch, da offenbar die Wurzel während der Regeneration das Längenwachstum nicht ganz einstellen kann, vermieden wird, daß allzu lange, schlauchförmige Zellen entstehen. Je intensiver die regenerierende Zone wächst, desto mehr werden die tangentialen Teilungen den Querteilungen gegenüber in Hintergrund treten. Aber während des Längenwachstums irgend einer Zone des Wurzelmeristems sinkt die Teilungsfähigkeit der Zellen überhaupt, so daß eine vollkommene Seitenregeneration nicht erreicht werden kann. Das Längenwachstum wirkt also nach dieser Auffassung korrelativ auf die Richtung der neu gebildeten Scheidewände bei der Seitenregeneration, welche Korrelation einen autoregulativen Charakter trägt.

Ganz ähnliche Vorgänge wie durch eine Längsspaltung können auch durch genügend tief geführte Längseinschnitte ausgelöst werden. Wenn dieselben auch das Transversalmeristem treffen, so erfolgt in diesem ebenso wie nach einer Längsspaltung ziemlich früh eine Restitution, dasselbe wird wieder radiär. Dieser Vorgang läßt sich jenem, welchen wir in Neubildungen von Wurzelspitzen, welche durch seitliche Einschnitte ausgelöst wurden, darin zur Seite stellen, daß auch hier nach recht verschiedenen Verwundungsarten schließlich doch eine normale Wurzelspitze differenziert wird.

Wenn der Längseinschnitt erst hinter dem Transversalmeristem beginnt, so werden in dem verwundeten Wurzelmeristem dieselben Prozesse ausgelöst, wie wenn auch das Transversalmeristem verwundet gewesen wäre. Die Vorgänge der Seitenregeneration s. str. gehen daher vom Transversalmeristem und von seiner eventuellen Regeneration vollkommen unabhängig vor sich. Aber auch die Seitenregeneration, welche im Wurzelmeristem ausgelöst wird, beeinflußt keineswegs die Tätigkeit des Transversalmeristems. Wenn das Transversalmeristem bei Wurzeln, welche durch Längseinschnitte verwundet wurden, intakt bleibt, so bleiben dennoch die Folgen der Verwundung einige Tage im Wurzelmeristem erhalten. Dies beweist, wie langsam die meristematischen Zonen durch neue, vom Transversalmeristem gebildete in der Wurzelspitze ersetzt werden und daß die Anschauung richtig ist, daß in einer gespaltenen Wurzel das Wurzelmeristem radiär nicht durch eine direkte Seitenregeneration wird, sondern indirekt dadurch, daß zunächst der Vegetationspunkt (das Transversalmeristem) radiär wird und erst durch seine Tätigkeit erscheinen radiäre Teile im Wurzelmeristem. Es kommt daher bloß diesem eine vollkommene Restitutionsfähigkeit bei der Seitenregeneration zu.

Überhaupt läßt sich die Regeneration, wie man sie an Wurzelspitzen beobachtet, keineswegs, nicht einmal vielleicht nur äußerlich, mit einer Kristallregeneration vergleichen. Wird z. B. aus dem Wurzelmeristem ein Stückchen ausgeschnitten, so erfolgt nur sehr selten eine vollkommene Heilung (dies ist z. B. bei Quereinschnitten der Fall, welche im Wurzelmeristem geführt wurden und nicht tiefer als zur Mitte des Pleroms eingedrungen sind). Viel häufiger wird die Wunde entweder nicht vollkommen geheilt, oder wenn sie tiefer ist, wird eine neue Spitze statt einer Heilung gebildet. Im ersten Falle bleibt zwar eine Narbe vorhanden, aber

die neuen, durch das Transversalmeristem gebildeten Teile erscheinen von normaler Beschaffenheit.

Wir konnten feststellen, daß in den meisten Fällen die Regeneration direkt oder über unvollkommene Zwischenstadien zu einem normalen Regenerat, also zu einem normalen Vegetationspunkt führt. Wie ist es möglich, daß dieses Resultat unter so verschiedenen Bedingungen erreicht wird? Unter konstanten, günstigen äußeren Bedingungen arbeitet der Vegetationspunkt in gesetzmäßiger, ziemlich konstanter Weise. Durch irgend eine Verwundung wird diese Tätigkeit gestört und es treten neue Vorgänge auf, welche erst dann den normalen Vorgängen weichen, bis der frühere strukturelle und physiologische Zustand des Vegetationspunktes erreicht wird. Der frühere Zustand kann, aber er muß auch nicht erreicht werden, es gibt also auch irreparable Störungen. Wollte man eine der lebendigen Substanz eigene spezifische Fähigkeit annehmen, nach verschiedenen Störungen den normalen Zustand wieder zu erreichen, so darf man nicht vergessen, daß dieselbe nur einen beschränkten Wirkungskreis hat. Und es ist wahrscheinlich, daß man, um ihr Wesen zu erkennen, auch jene Fälle eingehend wird untersuchen müssen, wo sie eben nicht zur Geltung kommt.

Jene Störung des normalen Zustandes wurde in unseren Versuchen durch eine Verwundung herbeigeführt. Aber die Verwundung kann in verschiedener Weise auf die Lebensvorgänge einwirken. Erstens dadurch, daß das Plasma an bestimmten Stellen desorganisiert wird, die Plasmodesmen zerrissen werden, einzelne Zellen werden dann mechanisch und auch chemisch affiziert. Dadurch können neue Zustände hervorgerufen werden, die man kollektiv als durch einen Wundreiz verursacht bezeichnet. Doch wird man dem Wundreiz sicher keine entscheidende Rolle bei den formativen Vorgängen zuschreiben können, denn man kann durch diesen Faktor gar nicht eine bestimmte Lokalisation der Regenerationsvorgänge erklären und auch nicht die Fähigkeit der Pflanze, zu ganz bestimmten einheitlichen Formen zu gelangen, wo der Wundreiz sicher große Unterschiede aufweist.

Aber die Verwundung wirkt auch darin, daß sie die Form des Pflanzenkörpers verändert. Die Störung der unter normalen Bedingungen in einem intakten Wurzelmeristem herrschenden Zustände könnte daher eigentlich durch die Formstörung herbeigeführt werden (vgl. Noll I, II).

Es wäre schon viel positives darin enthalten, wenn man die Gleichgewichtsstörung mit der Form der verwundeten Wurzelspitze oder des Regenerates in Zusammenhang bringen wollte, wenn man z. B. sagen würde, daß das Wurzelmeristem die Fähigkeit habe, direkt die Veränderung seiner Form zu perzipieren und auf dieselbe durch Regeneration zu reagieren. Wir haben jedoch bei der Diskussion der Frage, durch welche Faktoren die Regeneration ausgelöst wird, keinen Stützpunkt für diese Annahme finden können. Die Regeneration kann ja durch bloße Einschnitte ausgelöst werden, wo die Form der Wurzel im ganzen nicht alteriert wird und wo es sich nur um die Störung des normalen korrelativen Zusammenhanges zwischen einzelnen Bestandteilen des Wurzelmeristems handelt.

Viel eher könnte man den Einfluß der Form des Wurzelmeristems zur Erklärung einiger Vorgänge, die sich bei der Regeneration selbst abspielen, annehmen. Bei der Auslösung der Regeneration würde also die Form des Wurzelmeristems nicht mitspielen, bei dem Regenerationsvorgang selbst könnte das jedoch der Fall sein.

Die Übersicht, welche wir soeben über den Regenerationsvorgang gegeben haben, hat uns belehrt, daß in den meisten Fällen unter den verschiedensten Bedingungen der Regenerationsvorgang schließlich zur Differenzierung einer normalen, radialen Wurzelspitze führt. Bedenkt man, daß dies sowohl an in verschiedener Richtung dekapitierten Wurzeln, als auch an solchen, wo die Spitze verschiedenartig angeschnitten wurde, geschieht, wo doch die Wundfläche eine recht verschiedene Form hatte und auch das Zellenmaterial, das an der Regeneration teilnimmt, recht verschiedenartig angeordnet war, so liegt es sehr nahe, die Form des Regenerates als einen dirigierenden Faktor in Betracht zu ziehen. Es scheint, daß gegen diese Auffassung besonders jene unbestreitbar vorhandenen Fälle sprechen, wo das Regenerat eine abnorme, irreparable Form annimmt. Eben hier, wo das zu regenerierende Gewebe eine stark abweichende Form besitzt, sollte der formative Reiz besonders stark sein und zu einem normal beschaffenen Regenerat führen. Aber in den meisten Fällen, wo die Regeneration in schräg dekapitierten und hierauf gespaltenen Wurzeln ausgelöst wurde, wird ein sogar für die Dauer nicht lebensfähiges Regenerat gebildet (es besitzt eine provisorische Haube samt einem Statocytenkomplex und erweist sich als geotropisch reaktionsfähig), in Fällen, wo das Transversalmeristem durch einen genügend tief geführten radiären

Längseinschnitt verwundet wurde, bilden sich zwei Vegetationspunkte, deren Produkte durch die Rinde verbunden lange vereint wachsen können usw. Wenn tatsächlich die Form der regenerierenden Zellgruppe auf den Regenerationsprozeß bestimmend einwirkt, dann muß angenommen werden, daß sie dies nur tun kann, so weit sie von den normalen Formverhältnissen nicht allzu weit abweichend beschaffen ist. Aber ebenso wie in der abnormen Form eines deformierten Flüssigkeitstropfens Bedingungen liegen für das Erreichen einer Gleichgewichtsform, wenn es die äußeren Faktoren ermöglichen, wobei jedoch nach Art der ursprünglichen Deformation auch mehrere ungleich große Tropfen entstehen können, könnte es sich auch mit der regenerierenden Wurzel verhalten. Doch ist das nur ein Vergleich, in einer lebenden Wurzel walten doch unendlich kompliziertere Verhältnisse als in einem Flüssigkeitstropfen.

Ich meine, man kann im allgemeinen sagen, daß die Regeneration nach Art eines Mechanismus arbeitet, der durch ganz bestimmte, obzwar vielleicht verschiedene Umstände in Tätigkeit gesetzt werden kann. Aber er kann nur unter bestimmten Bedingungen normal fungieren, es gibt Bedingungen, wo er entweder gar nicht oder in abnormer Weise arbeitet. Und solche Bedingungen können unter anderem auch in den formalen Verhältnissen, in der Anordnung des regenerierenden Zellenmaterials begründet sein.

Man könnte geneigt sein, zu gunsten der Auffassung, daß die Form des Regenerates den Vorgang in bestimmtem Sinne dirigiert, die Tatsache anzuführen, daß die Milchröhreninitialen in einer dekapitierten Wurzel eben an Stellen angelegt werden, wo fertige Milchröhren fehlen, so daß schließlich dasselbe Verhältnis erreicht wird, wie es in einer intakten Wurzelspitze vorhanden ist. Das Regenerat besitzt also die Fähigkeit, die normalen topographischen Zustände der Verteilung der Milchröhren wieder herzustellen. Man könnte meinen, daß das Regenerat perzipiert, an welchen Stellen Milchröhren fehlen, daß es, um es bildlich auszudrücken, über die topographischen formalen Verhältnisse seiner inneren Struktur unterrichtet ist. Doch können diese Verhältnisse auch anders erklärt werden. Die Milchröhren sind Sekretbehälter (im weitesten Sinne dieses Wortes), es ist möglich, daß sie den Nachbarzellen bestimmte Stoffwechselprodukte entziehen, — oder daß diese aktiv an die Milchröhren von den Nachbarzellen abgegeben werden. Diese aktive sezernierende Tätigkeit der Zellen könnte auch dann

vor sich gehen, wenn die Wurzelspitze keine Milchröhren besitzt, oder auch wenn dieselben nicht in genügender Anzahl vorhanden sind. An Stellen, wo keine Milchröhren vorhanden sind, könnten sich die sezernierenden Stoffe anhäufen, wodurch der Anstoß zur Differenzierung eines Sekretbehälters gegeben wäre. Natürlich wird dieser Anstoß am größten an Stellen sein, welche von den Milchröhren am meisten entfernt sind, denn aus Zellen, die in der Nähe von bereits bestehenden Milchröhren liegen, wird das Sekret in diese abgeleitet. Dadurch wäre es erklärbar, warum die neu entstehenden Milchröhreninitialen an Stellen angelegt werden, wo differenzierte Milchröhren fehlen.

Das ist eine vorläufige, hypothetische Annahme, deren Wert sich durch weiteres Studium der betreffenden Vorgänge feststellen ließe. Nicht unerwähnt darf jedoch bleiben, daß die Milchröhren auch unabhängig von ihren Nachbarzellen in ihrem Stoffwechsel sein können, oder, was auch möglich erscheint, daß sie aktiv ihren Nachbarzellen bestimmte Stoffe entziehen. Dann wäre die Beantwortung der Frage, warum sie an bestimmten Stellen angelegt werden, viel schwieriger zu geben, allerdings nicht schwieriger als die Frage, warum sich überhaupt Idioblaste im Gewebe differenzieren und schließlich die Frage nach den Faktoren, welche die Gewebedifferenzierung im Pflanzenkörper überhaupt beherrschen und bedingen.

Simon zeigt in seiner mehrfach schon angeführten Arbeit, daß der ganze Regenerationsvorgang aus mehreren Phasen besteht, welche in ihrer Spezifität stets von einander zu trennen sind. Die erste Phase erstreckt sich auf den ersten Tag nach der Dekapitation; während dieser Phase spielen sich in der Pflanze Vorgänge ab, welche einerseits mit dem Wundshock in Verbindung stehen, andererseits in der Auslösung des Regenerationsvorganges bestehen. Es werden sich also während dieser ersten Phase an bestimmten Stellen des verwundeten Wurzelmeristems jene Veränderungen einstellen, welche durch die Hemmung oder Unterbrechung der korrelativen Beziehungen zwischen der Initialengruppe und dem Wurzelmeristem verursacht wurden. Erst wenn diese Veränderungen eine bestimmte Größe erreichen, wird eine Regeneration ausgelöst. Wenn das nicht der Fall ist, so wird bloß auf Wundheilung hingearbeitet. Wenn wir mit Simon diese Phase als Reaktionszeit bezeichnen, so könnten wir in derselben zwei Zeitabschnitte unterscheiden. Den ersten, wo durch Veränderung der korrelativen Beziehungen

der normale Zustand des Wurzelmeristems gestört wird. Den zweiten, wo diese Störung einen so starken Grad erreicht hat, daß eine Regeneration ausgelöst wird. Wenn dies einmal geschehen ist, so wird die Regeneration auch tatsächlich durchgeführt, wenn nicht irgend welche hemmende äußere oder innere Faktoren dazwischen treten (z. B. Mangel an Nährstoffen, Mangel an Zellenmaterial).

Mit dem Beginn der eigentlichen Regenerationsvorgänge nimmt die erste Phase ihr Ende. Während der darauffolgenden zweiten Phase geht die Bildung der provisorischen Wurzelhaube und die Anlage des Statocytenkomplexes, weiter die Differenzierung der neuen Epidermis in der Rinde vor sich. Die Anlage des Statocytenkomplexes kann jedoch nicht zur Charakterisierung der zweiten Phase dienen, da doch sicher auch Wurzeln regenerieren, welche keine Statocyten in ihrer Haube besitzen. Auch die Differenzierung einer neuen Epidermis nicht, denn wenn sich dieselbe aus Plerom-elementen differenzieren muß, so geht das viel später, meist erst während der dritten Phase vor sich. Simon charakterisiert diese zweite Phase durch die Längsteilung des Perikambiums. Ich konnte dieselbe in den meisten Fällen bei *Vicia faba* nicht feststellen und meine daher, daß durch dieselbe diese Phase allgemein nicht charakterisiert werden kann. Sie läßt sich dadurch charakterisieren, daß in derselben die provisorische Haube gebildet wird und eine Abgrenzung zwischen dieser und dem Wurzelmeristem durch einen Zug von bogenförmig verlaufenden Zellen hergestellt wird. Während dieser Phase beginnen auch die meristematischen Periblemzellen in der Richtung zu dem künftigen Vegetationspunkt zu wachsen und Scheidewände senkrecht zu dieser Richtung zu bilden.

Während der dritten Phase, welche bei *Zea Mais* mit dem Erscheinen der Bogenteilungen beginnt und durch die Anlage einer neuen Initialengruppe charakterisiert ist, wird bei *Vicia faba* ein neues Transversalmeristem differenziert. Es geschieht dies dadurch, daß an dem Scheitel jenes bogenförmigen Zuges von meristematischen Zellen, welche an der Grenze zwischen der Haube und dem Wurzelmeristem liegen, eine quer verlaufende Zone von ziemlich niedrigen Zellen entsteht, welche teloblastisch, andauernd, d. h. in ganz bestimmten Richtungen sich zu teilen beginnen, wodurch regelmäßig verlaufenden Zellreihen Ursprung gegeben wird. Dieselben bilden dann die typischen abgeschlossenen Gewebesysteme. In der dritten Phase wird auch die Abgrenzung zwischen

dem Periblem und Plerom vollendet, wo eine Seitenregeneration gleichzeitig mit der Bildung einer neuen Spitze vor sich gegangen ist; es erscheint auch in diesem Falle erst jetzt wieder eine neue Epidermis, deren Zellen jedoch häufig schon der Tätigkeit des neuen Transversalmeristems ihren Ursprung verdanken. Da während dieser Phase die neue Spitze im ganzen die Struktur einer intakten Spitze erreicht, so bezeichnet Simon dieselbe als diejenige der definitiven Ausgestaltung. Er betont auch richtig, daß sie am meisten von Wachstumsbedingungen abhängig ist, besonders von der Temperatur. Ich kann dies bestätigen, besonders möchte ich noch bemerken, daß schon ziemlich kleine Temperaturunterschiede auf diese Phase recht energisch einwirken können. So dauert schon bei einer Temperatur von 16° C. die Ausgestaltung der neuen Spitze etwa um einen Tag länger als bei 23—25° C. Aber auch von inneren Bedingungen ist diese Phase in bedeutendem Maße abhängig. In allen jenen Fällen, wo flache Wurzelspitzen gebildet werden (z. B. an dekapitierten Lamellen, an Wurzeln, die durch zwei schräg von oben geführte Schnitte dekapitiert wurden usw.), verlaufen die ersten zwei Phasen mit ungefähr unveränderter Geschwindigkeit, wogegen der Vorgang der Ausgestaltung einer radiären, typischen Wurzelspitze mehrere Tage in Anspruch nehmen kann, oder es wird ein normaler Zustand überhaupt nicht erreicht und das Regenerat stellt sein Wachstum ein.

Wird jedoch eine Regeneration in einem Gewebestreifen ausgelöst, welcher aus einer zu geringen Anzahl von Zellreihen besteht, so wird auch die zweite Phase auch unter den günstigsten äußeren Wachstumsbedingungen bedeutend verlängert.

Eine definitiv ausgestaltete neue Spitze erscheint daher erst während der dritten Phase. Es ist nun besonders für die Fragen nach dem korrelativen Einfluß der Spitze auf einige Orientierungsbewegungen der Wurzel wichtig zu entscheiden, von welchem Zeitpunkte an man von einer neuen Spitze, die den betreffenden Einfluß ausüben könnte, sprechen kann. Eine dekapitierte Wurzel kann ihre geotropische Orientierungsfähigkeit schon zu einer Zeit erreichen, wo tatsächlich noch keine einzige Teilung vor sich gegangen ist, welche zur Bildung eines neuen Transversalmeristems — und dieser bildet doch das wesentlichste und wichtigste Attribut einer Wurzelspitze — in einer Beziehung stände. Kann man z. B. sagen, daß eine Wurzel, welche sich in der zweiten Regenerationsphase befindet, eine Callushypertrophie (= prov. Haube) mit reich-

licher Statolithenstärke besitzt und sich geotropisch zu orientieren vermag, wobei die Zellreihen ununterbrochen aus dem Wurzelmeristem in die prov. Haube verlaufen und wo noch keine Spur von dem bogenförmigen Zug von meristematischen Zellen vorhanden ist, eine Spitze besitzt, welche korrelativ, tonisch den Geotropismus beeinflussen könnte? Man könnte da nur von einer physiologischen Spitze sprechen und annehmen, daß nach dem Einsetzen des Regenerationsvorganges das regenerierende Meristem sofort die Fähigkeit erreicht, die fehlende Spitze physiologisch zu ersetzen. Dann wäre aber gar nicht begreiflich, warum dies bei schräg von unten angeschnittenen oder schräg dekapitierten Wurzeln früher geschieht als bei Wurzeln, die durch quer geführte Schnitte verwundet wurden. Das alles macht wahrscheinlich, daß es neben dem tonischen Einfluß der Spitze oder des regenerierenden Gewebes noch auf andere Umstände ankommt.

X. Die normalen Zellteilungen während der Regenerationsvorgänge.

Die Regenerationsvorgänge sowie die Heilungsprozesse an den Wurzeln sind mit zahlreichen Kern- und Zellteilungen verbunden. Wie im nachfolgenden Kapitel hervorgehoben werden soll, sind diese Teilungen fast allgemein ganz normal, karyokinetisch. Was bei ihnen jedoch einer näheren Untersuchung wert ist, das sind die Richtungen der neu gebildeten Scheidewände, die Frage, welche Faktoren diese Richtungen bestimmen, die Frage, ob durch irgend welche Faktoren neue Teilungen überhaupt ausgelöst werden, oder vielmehr ob es sich bei dem Regenerationsvorgang nur um Teilungen handelt, die auch unter normalen Bedingungen vor sich gegangen wären, bei der Regeneration jedoch veränderte Richtungen aufweisen.

Zunächst ist wohl nicht daran zu zweifeln, daß bei der Regeneration Teilungen vor sich gehen, die sonst nicht vor sich gegangen wären. Simon hat beobachtet, daß die großen Pleromzellen, welche sich ziemlich selten und nur in der Nähe des Vegetationspunktes teilen, bei der Regeneration reichliche Teilungen in verschiedenen Richtungen erfahren können. Außerdem ist eine Längsteilung der

Perikambialzellen zu beobachten, wobei dieselben nicht merklich länger erscheinen als in einer intakten Wurzel. Die Längsteilungen stellen also neue Teilungen vor, die spezifisch mit der Regeneration zusammenhängen.

Bei zahlreichen Objekten können durch einfache Verwundungen neue Zellteilungen hervorgerufen werden, die z. B. als Callusgebilde auftreten. Es gilt dies für Pflanzenteile, die meist schon ausgewachsen sind und nicht mehr in rein meristematischem Zustande sich befinden, es ist daher nicht a priori zu sagen, ob dies auch bei meristematischen Pflanzenteilen der Fall ist. Wir haben gesehen, daß tatsächlich auch hier durch Verwundungen neue Teilungen (nicht nur der Richtung, sondern auch der Anzahl nach) ausgelöst werden. Es ist weiter auf die Bildung des keilförmigen Gebildes bei Verwundungen des Wurzelmeristems hinzuweisen, wo an einem beschränkten Bezirke sicher viel mehr neue Zellen entstehen, als dies unter normalen Bedingungen, bei einfachem Längenwachstum der Fall wäre.

Außerdem treten in verwundeten und regenerierenden Wurzeln zahlreiche Zellteilungen auf, wo die Scheidewände in ganz anderen Richtungen angelegt werden, als in der intakten Wurzel. Wir wollen zunächst die Faktoren besprechen, welche die Richtung der Scheidewände in einer verwundeten Wurzel bestimmen.

Zunächst ist es der Wundreiz selbst, welcher die Richtung der Scheidewände bestimmen kann. Während der ersten etwa 50 Stunden nach der Verwundung sind zahlreiche Figuren in dem Wurzelmeristem zu sehen, welche senkrecht auf die Wundfläche orientiert sind, so daß die Scheidewände parallel mit derselben zu liegen kommen. Der richtende Einfluß des Wundreizes wirkt nicht nur auf die sich entwickelnden Teilungsfiguren von der Prophasis ab, sondern auch auf schon entwickelte Figuren, also z. B. auf metakinetische Stadien. Ich habe Wurzelspitzen von *Allium cepa* durch verschieden gerichtete Schnitte verwundet und nach 15 oder 30 Minuten fixiert. Alle in der nächsten Umgebung der Wunde befindlichen normalen Teilungsfiguren standen senkrecht zur Wundfläche. Die meisten von diesen Figuren waren sicher schon zur Zeit der Verwundung entwickelt, und da sie häufig eine Richtung einnahmen, die in den intakten Wurzeln an den analogen Stellen und in den analogen Zellen nicht zum Vorschein kommen, so mußte der Wundreiz die ursprüngliche Richtung der betreffenden Figuren verändert haben.

Es ist übrigens auch aus anderen Fällen bekannt, daß die Teilungsfigur während ihrer Entwicklung ihre Orientierung verändern kann. So habe ich darauf hingewiesen, daß in dieser Beziehung räumliche Verhältnisse derart wirken können, daß sich die Figur bei ihrer Verlängerung, wenn sie nicht Raum genug findet, schräg in die Diagonale stellt (Němec II, Miehe I), auch Giesenhagen hat ähnliche Beobachtungen gemacht. Außerdem lassen sich durch Zentrifugieren der meristematischen Gewebe leicht die Teilungsfiguren in beliebige Lagen in der Zelle bringen. Im Periblem der Wurzel von *Pisum sativum* erzielte ich dies schon nach einem eine halbe Stunde andauernden Zentrifugieren, wobei die Zentrifugalkraft 4—5 g betrug. Die Teilungsfigur verhielt sich dabei wie ein spezifisch schwereres, einheitliches Gebilde. Es ist daher nichts befremdliches in der Tatsache zu sehen, daß auch der Wundreiz die Richtung einer in irgend einem Stadium befindlichen Teilungsfigur verändern kann. So wirkt natürlich der Wundreiz nur eine kurze Zeit nach der Verwundung, im späteren Stadium werden die Figuren in ihrer Richtung von ihren Anfangsstadien an bestimmt. Unterdessen können Regenerationsvorgänge eingreifen und sich mit dem Wundreiz kombinieren, so daß die Teilungsfigur eine resultierende Stellung einnimmt. Außerdem ist noch eine andere Erscheinung möglich. Wird eine Wurzel dekapitiert, so werden verschiedene Gewebe verwundet, mindestens ist das Plerom vom Periblem unterschieden. Es ist nicht a priori die Möglichkeit zu leugnen, daß durch die Verwundung in verschiedenen Geweben ein verschieden starker Wundreiz ausgelöst wird und daß ein stärker gereiztes Gewebe das ihm benachnarte schwächer gereizte beeinflussen kann, so daß die Orientierung der hier vorhandenen Figuren eine Resultante ist aus dem in dem betreffenden Gewebe sich direkt von der Wundfläche und zweitens aus dem stärker gereizten Gewebe verbreitenden Wundreiz. Wir haben tatsächlich feststellen können, daß in quer angeschnittenen Wurzeln im Periblem schief stehende Figuren vorkommen, welche besonders in der Nähe des Perikambiums häufig sind und deren Stellung sich durch den Einfluß eines einfachen, senkrecht von der Wundfläche sich fortpflanzenden Wundreizes nicht erklären läßt. Die betreffenden Figuren sind derart orientiert, daß ihre Längsachse etwa zu jener nächst gelegenen Stelle zielt, wo das Perikambium angeschnitten wurde. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Verwundung des Perikambiums einen Reiz ausübt, welcher sich

aus demselben ins Periblem verbreitet und auf die Orientierung der Teilungsfiguren einwirkt.

Doch ist es nicht möglich, die Orientierung aller Teilungsfiguren, welche bei der Regeneration vor sich gehen, auf den Einfluß des Wundreizes zurückzuführen. Denn jene Längsteilungen, welche Simon im Perikambium der dekapitierten Wurzeln von *Zea Mais* schon am zweiten Tage nach der Dekapitation beobachtete, wurden sicher in ihrer Orientierung nicht durch den Wundreiz selbst bestimmt. Desto weniger die schon von Prantl festgestellten Bogenteilungen. Die Orientierung eben dieser und der später auftretenden Teilungsfiguren führt zur Differenzierung eines neuen Vegetationspunktes eventuell zu seiner Ergänzung und es ist ganz ausgeschlossen, daß dies bloß durch den Einfluß des Wundreizes auf die Richtung der Teilungsfiguren möglich wäre. Hier wirken „innere" Faktoren, die man auch für die Teilungsvorgänge in der normalen Wurzelspitze in Anspruch nehmen muß. Über ihr Wesen kann nichts bestimmtes ausgesprochen werden.

Die Untersuchung der bei der Regeneration stattfindenden Zellteilungen gibt uns auch Gelegenheit, die Beziehungen zwischen der Teilungs- und der Wachstumsrichtung zu besprechen. Hofmeister I hat den Satz ausgesprochen, daß die neu auftretenden Scheidewände senkrecht auf die Richtung des stärksten jeweils vor sich gehenden Wachstums der Zelle zu stehen kommen. Dies hat allerdings keine allgemeine Gültigkeit und wir wissen auch nicht, ob da, wo Hofmeisters Regel wirklich zutrifft, ein kausaler Zusammenhang zwischen der Wachstumsrichtung und der Orientierung der Teilungsfigur besteht. Das dies nicht immer sein muß, beweisen mehrere an regenerierenden Wurzeln gemachte Erfahrungen. Zunächst sei hervorgehoben, daß die Teilungsrichtung durch die Abnahme des Längenwachstums in den Periblemschichten vom Plerom gegen das Dermatogen zu nicht alteriert wird. Durch diese ungleiche Streckung werden die Querwände der Rindenzellen schräg verzogen. Es ist sicher, daß dabei die dem Plerom zugekehrte periklinale Längswand stärker wächst als die äußere, doch stehen die neu entstehenden Querwände in den äußeren Periblemschichten senkrecht zu der Längsachse der Wurzel. Da, wo sich die neuen Querwände an die schräg verzogenen alten anlegen, ist deutlich zu sehen, daß neue Wände keineswegs auf den alten senkrecht stehen müssen. (Dasselbe ist auch aus Simons Figur 1b zu ersehen.) Jene Zellen, in welchen eine Längsteilung eintritt, sind häufig nicht

breiter als Zellen derselben Reihe, welche nicht längsgeteilt sind. Bei *Zea Mais* ist das nicht selten in den großen Gefäßanlagen zu beobachten. Aus diesen und ähnlichen Fällen ist zu schließen, daß in der Zelle eine neue Scheidewand gebildet werden kann ohne Rücksicht auf die Richtung des soeben stattfindenden stärksten Wachstums. Hingegen erscheinen in der sich neu differierenden Epidermis gleichzeitig mit dem Auftreten der neuen stärksten (periklinalen) Wachstumsrichtung Teilungen vor sich, welche senkrecht auf diese Richtung stehen. Die Zellen zeigen, um ein anschauliches Wort zu benützen, eine neue Polarität nicht nur in ihrem Wachstum, sondern auch in ihrer Teilungsrichtung. Es sind auch Fälle häufig, wo die neuen Scheidewände in dieser Richtung auftreten, bevor sich überhaupt die neue stärkste Wachstumsrichtung zeigt (vgl. Simons Figur 1 b) und da ist dann wohl einzusehen, daß hier die Teilungsrichtung mit der Richtung des intensivsten Wachstums direkt nicht verknüpft sein kann.

Diese Teilungen stehen, wie schon gesagt wurde, mit der Bildung einer neuen Spitze, also mit einem spezifischen, formativen Vorgang in Zusammenhang. Wir haben nun bei Besprechung des Regenerationsvorganges selbst gesehen, daß eine normale Regeneration nur dann möglich ist, wenn zahlreiche Zellen einheitlich, in harmonischer, wechselseitiger Beziehung arbeiten, und dieses einheitliche Verhalten zeigt sich in erster Linie in den Teilungsvorgängen. Ebenso wie in einer intakten Wurzelspitze, gehen auch bei einer Regeneration alle Teilungen so vor sich, daß schließlich meist eine typische Wurzelspitze resultiert. Jene Faktoren, welche die Einheitlichkeit der formativen Vorgänge bedingen, werden also wohl auch die Richtung der neu auftretenden Scheidewände direkt oder indirekt bestimmen.

Giesenhagen (I) hat in seinen beachtenswerten Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche auf einen neuen möglichen Faktor hingewiesen, dem bei der Orientierung der Teilungsfiguren und der Scheidewände eine große Bedeutung zukommen könnte. Es ist dies eine vererbbare Polarität des Zellkernes, durch welche im Tochterkern schon bei seiner Entstehung die Achse seiner nächsten Teilung bestimmt wird. Unsere Untersuchungen konnten keinen Fall auffinden, der gegen diese Annahme sprechen könnte, da Giesenhagen selbst annimmt, daß der Kern durch innere und äußere Faktoren aus seiner ursprünglichen Lage und Richtung verschoben werden kann. Daß die Teilungsfigur durch innere Faktoren

zur Veränderung ihrer Lage veranlaßt werden kann, geht aus allen jenen zahlreichen Fällen hervor, wo die infolge eines Raummangels, schräg gestellten Figuren vor der Vollendung der Scheidewand eine normale Lage einnehmen. Wir haben gesehen, daß auch äußere Faktoren, wie z. B. der Wundreiz, die Lage der Figur verändern können. An *Allium cepa* konnte ich feststellen, daß dieser Wundreiz so stark ist, daß er nicht nur zu einer Veränderung der Orientierung der Figur führen kann, sondern auch die Teilungsfigur so verschieben kann, daß zwei in ihrer Größe beträchtlich abweichende Tochterzellen entstehen können. Die kleinere Tochterzelle ist der Wundfläche genähert, die größere von derselben abgekehrt. Und dasselbe kann man durch ein hinreichend kräftiges und eine hinreichende Zeit andauerndes Zentrifugieren erreichen. Giesenhagen (I, p. 52) führt als innere Ursachen, welche die ursprüngliche Lage des polardifferenzierten Kernes verändern können, die beim Stoffwechsel erfolgenden Umsetzungen und Umlagerungen an, sowie die beim Wachstum vor sich gehenden Verschiebungen der Teile des Zellinhaltes. Wenn sich jedoch die Teilungsrichtungen in einer ganz gesetzmäßigen Weise verändern, dann müssen sich auch jene Verschiebungen und Umlagerungen ebenso gesetzmäßig verändern und das Problem, worin der Grund der gesetzmäßigen Veränderung der Teilungsrichtung liegt, wird durch die Annahme von gesetzmäßigen Umlagerungen des Zellinhaltes usw. nicht gelöst, sondern bloß auf eine hypothetische Annahme oder eine kausal ebenfalls nicht erklärte Erscheinung zurückgeführt. Eine gesetzmäßige Veränderung der Teilungsrichtung ist z. B. in den Perikambialzellen einer *Mais*-Wurzel gut zu beobachten. Nach der Dekapitation erscheinen Querteilungen, hierauf Längsteilungen, schließlich Bogenteilungen. Dabei müssen diese Teilungen nicht immer der relativen Gleichgewichtslage (Giesenhagen I, p. 52) in der Zelle entsprechen, bei den Bogenteilungen ist dies fast nie der Fall. Für die Erklärung der Teilungsrichtungen während der Regenerationsvorgänge hilft uns daher die Annahme einer Polarität des Zellkernes wenig, die Schwierigkeiten werden nicht größer, wenn man annimmt, daß die entscheidenden Faktoren direkt die Richtung, in welcher sich die Teilungsfigur entwickelt, bestimmen, wobei der Kern mit seiner Polarität gar nicht mitspielt. Dies scheint mir desto wahrscheinlicher zu sein, da ich in Zellreihen, in welchen alle neuen Scheidewände als Bogenteilungen erscheinen, die Teilungsfiguren in jenen Stadien, wo sie noch keine Scheidewandanlage besaßen, abweichende

Richtungen einnehmen sah. Die entscheidenden Faktoren scheinen hier daher die Richtung der neuen Scheidewand erst während ihrer Bildung genau zu bestimmen. Ähnliche Beobachtungen[1]) haben mich zur Überzeugung gebracht, daß man für manche Fälle durch die Annahme einer vererbten Polarität des Zellkernes nichts gewinnt. Vielmehr scheinen für manche Fälle die entscheidenden Faktoren erst auf die Teilungsfigur selbst, und zwar entweder während ihrer Entwicklung oder schon auf die fertige Figur einzuwirken, wobei sich der Kern selbst rein passiv verhält. Damit soll keineswegs die Möglichkeit bestritten werden, daß in anderen Fällen tatsächlich der Kern eine Polarität besitzt, welche die Achse der Teilungsfigur bestimmt. Aber wenn wir die Polarität auch annehmen, so scheint mir ihre Bedeutung für die formativen Vorgänge ziemlich gering zu sein, da man für zahlreiche Fälle annehmen muß, daß die Lage der Kernachse und daher auch der Teilungsfigur nachträglich durch innere und äußere Faktoren verändert wird. Da kommt eben diesen Faktoren die entscheidende Bedeutung zu, der Kern verhält sich samt seiner Polarität ziemlich passiv.

---

[1]) Besonders wichtig war für mich die Tatsache, daß in den negativ geotropischen Rhizoiden, welche im Dunkel von *Fissidens decipiens* gebildet werden, in der Endzelle die Kernteilung parallel mit der Längsachse der Zelle vor sich geht. Aber sobald eine Rekonstruktion der Tochterkerne beginnt, dreht sich die Figur in eine schräge Lage, worauf erst im Phragmoplasten die Scheidewand sich zu bilden beginnt und allmählich sich bis zu den Seitenwänden verbreitet. Der ganze Vorgang läßt sich sehr gut in vivo beobachten, und ich werde meine diesbezüglichen Erfahrungen an einer anderen Stelle veröffentlichen. Giesenhagen ist durch seine Beobachtungen, die offenbar an anderem Material angestellt wurden, zur Ansicht gebracht worden, „daß der Zellkern von dem Augenblick an, wo seine Polarität bei der beginnenden Karyokinese erkennbar wird, seine Lage unverändert behält bis zur fertigen Ausbildung der Querwand“ (l. c. p. 72). Für *Fissidens* gilt das sicher nicht, die ganze Teilungsfigur nimmt nach vollzogener Metakinesis eine neue, definitive Lage ein, welche schief zur Längsachse der sich teilenden Zelle orientiert ist.

XI. Beeinflussung der Regeneration durch äußere und innere Faktoren.

Wie andere Lebensvorgänge hängt auch die Regeneration von Bedingungen ab, die einerseits auslösend, andererseits nur formal mitwirken. Die auslösenden Faktoren haben wir schon besprochen, hier wollen wir unsere Aufmerksamkeit den formalen Bedingungen schenken.

Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den Regenerationsvorgang hat schon Simon (I, p. 125 ff.) systematische Untersuchungen angestellt. Er stellte nun fest, daß die Bedingungen der Regeneration im allgemeinen mit denen des Wachstums übereinstimmen, doch machen sich schon was die Temperatur betrifft, Ausnahmen geltend, denn die Regeneration läßt sich durch günstige Temperatur unter eine gewisse Zeitdauer auch dann nicht herabdrücken, wenn durch weitere Temperatursteigerung noch eine starke Zunahme des Wachstums zu erzielen wäre. Auch $^3/_4$ % Ätherwasser wirkt anders auf das Längen-Wachstum als auf die Regenerationszeit. Jenes wird stark herabgedrückt, dieses fast gar nicht. Durch Gipsverband wird die Regenerationsfähigkeit der Gewebe, sofern dieselben nicht beschädigt werden, nicht vernichtet. Die Lage der Wurzel während der Regeneration übt auf diesen Prozeß keinen nennenswerten Einfluß aus. Nicht im mindesten wird die Regeneration durch eine in der nächsten Nähe der Wundfläche hervorgerufene Nebenwurzelbildung gehemmt. Über den Einfluß der Temperatur auf den Regenerationsvorgang finden sich schon bei Lopriore (I, p. 280) Angaben.

In meinen Versuchen erschien zunächst, daß sich bei Regenerationsvorgängen, die bei niedrigen Temperaturen vor sich gehen, häufig auffallende, individuelle Unterschiede bemerkbar machen, was auch Simon (I, p. 127) beobachtete. Der ganze Vorgang ging schon bei einer Temperatur von etwa 14° C. langsamer vor sich als bei 18—21° C., die Verzögerung betrug jedoch kaum mehr als 24 Stunden. Werden angeschnittene Wurzeln von *Vicia faba* (Versuche 2) bei einer niedrigen, dem Temperaturminimum nahe gelegenen Temperatur kultiviert, so konnte, ebenso wie dies Simon angibt, die Regeneration beträchtlich verzögert werden. Sieben Tage bei dieser Temperatur gehalten, weisen dieselben einen Gesamtzuwachs von im Durchschnitt 2,5 cm, aber keine Spur von einer

Regeneration auf. Die Wundflächen klaffen nicht von einander, eine Callusbildung ist nicht zu beobachten. Dennoch verliefen auch in angeschnittenen Wurzeln, ähnlich wie das Simon für die dekapitierten angibt, während dieser Zeit die internen Vorgänge, die sich bei normaler Temperatur (18—21° C.) etwa während der ersten 24 Stunden abspielen. Denn werden die bei niedriger Temperatur gehaltenen Wurzeln in eine normale übertragen, so erscheinen an zahlreichen Wurzeln schon nach 48 Stunden fertige neue, an der oberen Wundfläche des Einschnittes gebildete Wurzelspitzen. Dies geschieht auch dann, wenn Wurzeln bei einer so niedrigen Temperatur gehalten werden, daß sie überhaupt kein Längenwachstum aufweisen. Der Regenerationsvorgang ist ganz normal, und zwar sowohl bei direkter als auch bei partieller Regeneration. Für die internen Vorgänge liegt also das Temperaturminimum tiefer als für das Längenwachstum, für den Regenerationsvorgang selbst jedoch höher.

Die Ätherwirkung wurde nicht geprüft; hierüber sind bei Simon genügende Angaben für dekapitierte Wurzeln angeführt. Am interessantesten sind seine Angaben betreffend die Einwirkung von $^3/_4$ % Ätherlösung auf die Regeneration von *Zea*-Wurzeln. Trotzdem das Längenwachstum stark herabgedrückt und schließlich ganz unterdrückt wurde, wurde die Wurzelspitze doch ungefähr in drei Tagen regeneriert. Anders wirkte in meinen Versuchen Chloralhydrat auf die Regeneration. Keimwurzeln von *Vicia* wurden 1 Stunde lang mit 0,75 % Chloralhydrat behandelt und angeschnitten, oder zunächst angeschnitten und hierauf chloralisiert. Die Wurzeln weisen im Vergleiche mit ähnlich verwundeten, jedoch nicht chloralisierten Wurzeln ein stark herabgedrücktes Längenwachstum (Versuch 3) auf, gleichzeitig wird auch die Regeneration verzögert. Denn drei Tage nach der Verwundung sind an nicht chloralisierten angeschnittenen Wurzeln deutliche neue Wurzelspitzen regeneriert, an chloralisierten ist noch keine Regeneration zu sehen. Erst 96 Stunden nach der Verwundung sind an einigen Wurzeln neu gebildete Spitzen festzustellen, an anderen nur der Callus, oder die Wundfläche war verzogen, ohne daß eine Regeneration begonnen wäre. Durch die Chloralisierung wird daher nicht nur die Wachstums-, sondern auch die Regenerationsintensität herabgesetzt. Für gewöhnlich schreitet die Regeneration nach der Chloralisierung erst nach Wiederherstellung der Wachstumsintensität tüchtiger vorwärts.

Die Regeneration selbst geht meist in normaler Weise vor sich und zwar sowohl die direkte als auch die partielle. Nur in einigen

Fällen kombinierte sich bei den chloralisierten Wurzeln eine typische Regeneration mit der interkalaren. So erstreckte sich bei der in Fig. 172 dargestellten Wurzel die Callushypertrophie auch auf die intakte Seite der Wurzel, wie wenn die Wurzel durch einen schräg von oben geführten Einschnitt verwundet wäre. Auffallend war mir der Umstand, daß hier, ähnlich wie bei *Zea*, der neue Vegetationspunkt ausschließlich aus dem Plerom entstanden ist, wogegen sonst an der Differenzierung des Transversalmeristems auch die inneren Schichten des Periblems teilnehmen. Sonst sind die neuen Spitzen dann normal gebaut. Allerdings enthält das Wurzelmeristem und auch die neue Spitze zahlreiche abnorm große Zellen mit abnorm großen Kernen. Äußerst selten kommen zweikernige Zellen vor, noch seltener einkernige Zellen mit angeschnürtem Kern. Die Kernteilungen waren normal, hyperchromatische Figuren ließen sich nicht feststellen. Die neuen Spitzen enthielten in ihren Hauben mächtige Statocytenkomplexe; in den Statocyten waren Plasmaanhäufungen, oft in Form von unregelmäßigen, fast homogenen Körpern vorhanden.

Fig. 172. — Angeschnittene und chloralisierte Wurzel mit einer teilweisen interkalaren Regeneration.

Simon hat gezeigt (I p. 131ff.), daß die Regeneration durch einen Gipsverband gehemmt werden kann und daß, soweit die Wurzel nicht direkt beschädigt wurde, nach der Befreiung die Regeneration wie unter normalen Bedingungen verläuft. Ich kann seine Angaben bestätigen, doch scheint mir, daß durch den Gipsverband die Wurzel viel früher beschädigt wird als durch niedrige Temperatur und daß daher nach dem Herausnehmen der verwundeten Wurzeln aus dem Gipsverbande die Regeneration langsamer als unter normalen Umständen vor sich geht. Wie aus den Versuchen ersichtlich war, dauert es bei angeschnittenen, eingegipsten und nach vier Tagen befreiten Wurzeln drei Tage, ehe der Regenerationsvorgang bis zum Erscheinen der diffusen Stärke in der provisorischen Wurzelhaube vorgeschritten ist, wogegen unter normalen Bedingungen nach drei Tagen der Regenerationsvorgang schon in der Hauptsache fertig ist. Auch dekapitierte und nachher eingegipste Wurzeln besitzen drei Tage nach dem Befreien aus der Gipshülle eine neue Spitze. Bemerkenswert ist weiter, daß angeschnittene, eingegipste und nachher befreite Wurzeln nicht selten nicht an der oberen Wundfläche des Einschnittes, sondern inter-

kalar in der intakten Hälfte der Wurzel (Fig. 173) eine neue Spitze bilden. Das beweist, daß die Wundfläche selbst in geringerem Maße regenerationsfähig ist als die in gleicher Entfernung von dem Transversalmeristem befindlichen Zellen der intakten Hälfte.

Fig. 173. — Interkalare Regeneration an einer angeschnittenen, eingegipsten und befreiten Wurzel.

Ich habe, um dies noch auf eine andere Weise beweisen zu können, folgenden Versuch angestellt: Es wurden Wurzeln durch einen ein wenig über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet und eingegipst. Nach vier Tagen wurden sie aus dem Gipsverband herausgenommen und der Einschnitt zu einem vollständigen Querschnitt ergänzt. Die Dekapitationswundfläche bestand nun aus einem vier Tage alten und einem frischen Teile. Die Wurzeln wurden in feuchten Sägespänen bei 18—20° C. kultiviert. Ich habe erwartet, daß die Regeneration ungefähr so vor sich gehen wird, wie an Wurzeln, die durch einen schrägen Schnitt dekapitiert wurden, was sich tatsächlich bestätigte. Nach 40 Stunden sind die betreffenden Wurzeln stark traumatropisch gekrümmt, und zwar ohne Ausnahme negativ traumatropisch in Bezug auf den ursprünglichen Einschnitt (Fig. 174 *c*, *d*). Die neue Wundfläche ist stark hervorgewölbt, so daß schon äußerlich zu bemerken ist, daß an dieser der Regenerationsvorgang intensiver vor sich geht als an der älteren Wundfläche (d. h. an der oberen Wundfläche des vor dem Eingipsen geführten Quereinschnittes). Noch auffallender ist dies nach weiteren 20 Stunden zu sehen. Derartige Wurzeln wurden fixiert und geschnitten. In Fig. 175 ist ein medianer Längsschnitt durch eine solche Wurzel dargestellt. Der ältere Teil der Dekapitationswundfläche ist stärker konturiert. Er ist stark schräg verzogen, die ihm an-

Fig. 174. — Traumatrope Krümmungen an angeschnittenen, eingegipst. und befreiten Wurzeln.

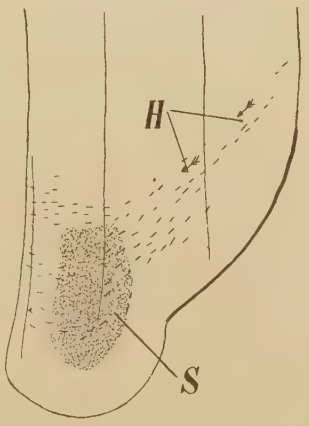


Fig. 175. — Regeneration an einer angeschnittenen, eingegipsten, befreiten und dekapitierten Wurzel.

liegenden Zellen sind plasmaarm und hypertrophisch. Sie enthalten auch Stärkekörner, die meist ebenso groß sind wie jene, die im Statocytenkomplex vorkommen, jedoch nicht unter dem Einfluß der Schwerkraft leicht beweglich sind. Auch die Kerne dieser Zellen erweisen sich als unbeweglich. Der neuere Teil der Wundfläche ist stark hervorgewölbt, diese Hervorwölbung besteht meist aus plasmaarmen, ein wenig vergrößerten Zellen. Im Zentrum dieser Hervorwölbung ist ein mächtiger Statocytenkomplex differenziert (Fig. 175 *S*). Er besteht aus Zellen, deren Stärkekörner leicht beweglich sind, die Kerne jedoch noch nicht. In der Figur sind auch Querwände an der Grenze zwischen dem callusartigen und dem meristematischen Teile der Wurzel eingezeichnet. Man sieht, daß dieselben ungefähr parallel mit der Kontur der Wundfläche orientiert sind, was wahrscheinlich auf das ungleichmäßige Wachstum der Längswände zurückzuführen ist. Ich beobachtete in dieser Wurzel reichliche Teilungsfiguren, welche parallel mit der älteren Wundfläche orientiert waren (die Pfeile in Fig. 173). Teilungen, welche zur Differenzierung eines neuen Transversalmeristems in spezifischer Beziehung ständen, habe ich in dieser Wurzel noch nicht beobachtet.

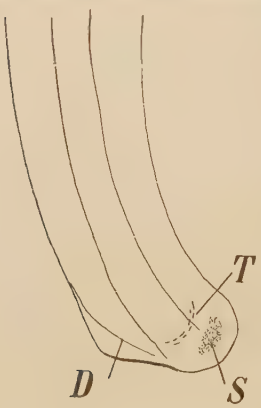


Fig. 176. — Regeneration an einer ähnlich wie in Fig. 175 behandelten Wurzel.

Es ist aus der Figur ersichtlich, daß an der Regeneration bloß die erst nach dem Befreien der Wurzel aus dem Gipsverbande verwundete Seite teilnimmt, wogegen die obere Wundfläche des ursprünglichen Einschnittes nur schräg verzogen wird. Man bekommt daher ein ganz ähnliches Bild wie an Wurzeln, die durch einen schräg geführten Schnitt dekapitiert wurden. Dasselbe ist der Fall, wenn der Einschnitt vor dem Eingipsen bloß kaum zur Hälfte des Pleroms geführt wurde, wie z. B. bei der in Fig. 176 dargestellten Wurzel. Bei dieser differenziert sich an der Wundfläche des Einschnittes ein aus plasmaarmen, großen Zellen bestehendes Gewebe, unter dem sich eine neue Epidermis differenziert (*D*). An dem neueren Teile der Dekapitationswundfläche entsteht eine provisorische Haube mit einem Statocytenkomplex (*S*). Ein Transversalmeristem ist auch hier noch nicht fertig vorhanden, wohl aber an der Grenze zwischen der Haube und dem Wurzelmeristem angedeutet (*T*).

Wir haben aber wiederum ein Bild, welches jenem von schräg dekapitierten Wurzeln ähnlich ist. Man kann daher auch hier folgern, daß die Dekapitationswundfläche nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleich regenerationsfähig ist, vielmehr daß ihr neuerer Teil bedeutend regenerationsfähiger ist als der ältere.

Man sieht, daß sich wenigstens in einigen Fällen die obere Wundfläche bei eingeschnittenen und eingegipsten Wurzeln nach dem Befreien so verhält, wie eine in älteren Teilen der Wurzelspitze befindliche Wundfläche, wo die Zellen entweder schon schwach

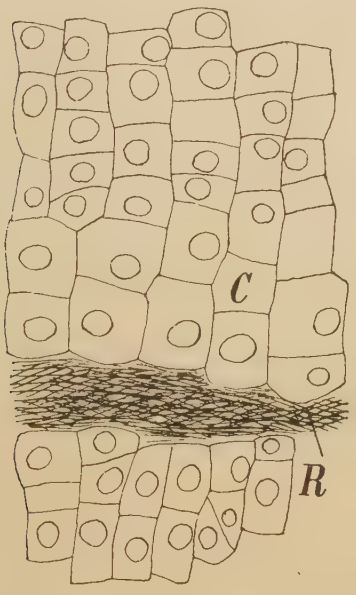


Fig. 177.

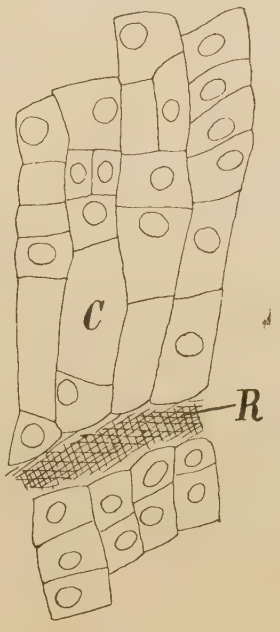


Fig. 178.

Callusbildung an angeschnittenen und 4 Tage eingegipsten Wurzeln von *Vicia faba*.

sind oder gar nicht regenerationsfähig sind. Wenn daher die in der Nähe des Einschnittes befindlichen Zellen nicht ins Dauergewebe übergegangen sind, so haben sie sich demselben in Bezug auf ihre Regenerationsfähigkeit genähert. Dies ist um so auffallender, als dies bei völlig dekapitierten und gleich lang eingegipsten Wurzeln nicht zu beobachten ist.

An Längsschnitten durch Wurzeln, welche angeschnitten wurden, 4 Tage im Gipsverband verblieben und sofort nach dem Befreien fixiert wurden, beobachtet man an der oberen Wundfläche des Einschnittes eine deutliche Zone von plasmaarmen und callus-

artig vergrößerten Zellen (Fig. 177 und 178, *c*), in denselben gibt es jedoch keine Stärke, die Kerne verhalten sich nicht wie spezifisch schwerere Körperchen. Bei einigen Wurzeln waren auch an der unteren Wundfläche einige Zellen callusartig vergrößert, doch war diese Vergrößerung ganz unbedeutend. Im Perikambium sowie in den inneren Rindenschichten war dicht oberhalb des Einschnittes hier und da eine Teilungsfigur zu bemerken. Zwischen den beiden Wundflächen waren Reste der abgestorbenen Zellen als eine dicke homogene Masse (Fig. 177 und 178, *R*) vorhanden, an keiner Stelle trat eine Verwachsung zwischen den Wundflächen auf. Es ist nicht zu bezweifeln, daß die callusartig veränderten Zellen an der oberen Wundfläche die Anlage einer provisorischen Wurzelhaube vorstellen. Doch hab ich auch an Wurzeln, welche sechs Tage eingegipst waren, keine weitere Differenzierung an der oberen Wundfläche beobachtet.

Wie wird den Zellen an der oberen Wundfläche das Wachstum im Gipsverbande ermöglicht? Zunächst gibt ihnen der durch die beim Anschneiden getöteten Zellen entstandene Raum Möglichkeit, ein wenig sich zu verlängern, ich meine jedoch, daß eine größere Bedeutung dem Kleinerwerden der unter dem Einschnitte gelegenen Wurzelspitze zukommt. Ebenso wie an frei wachsenden angeschnittenen Wurzeln die ursprüngliche Wurzelspitze allmählich kleiner wird, da sie gewissermaßen schrumpft, läßt sich dies auch an eingegipsten Wurzeln beobachten. Dadurch wird den oberhalb des Einschnittes gelegenen meristematischen Zellen Raum geboten, sich ein wenig zu vergrößern. Da nun an manchen Wurzeln nach ihrem Befreien aus dem Gipsverbande zu beobachten ist, daß die obere Wundfläche nicht regeneriert und bloß in die Länge verzogen wird, so ist es erlaubt zu schließen, daß sich durch das im Gipsverbande ermöglichte geringe Wachstum die dem Einschnitte anliegenden Zellen einigermaßen dem Dauerzustande genähert haben und ihre Regenerationsfähigkeit entweder eingebüßt haben, oder daß dieselbe wenigstens herabgesetzt wurde. Womit es zusammenhängt, daß trotz der Verlängerung der Zellen an der oberen Wundfläche dieselben im Gipsverbande keine Differenzierung zu Statocyten erfahren (es könnten wenigstens die Kerne wie spezifisch schwerere Körperchen erscheinen, wenn keine Statolithenstärke abgelagert wird), kann ich nicht angeben. Jedenfalls ist es zu sehen, daß, wenn keine Regeneration ermöglicht wird, auch kein Statocytenkomplex differenziert wird, obzwar

ein Callus ausgebildet ist. Die Differenzierung des Statocytenkomplexes ist daher keine Nebenerscheinung der Callusbildung, sondern hängt mit dem Regenerationsvorgang zusammen.

Wird hingegen eine völlig dekapitierte Wurzel eingegipst, so entsteht während des Verweilens im Gipsverbande kein Raum, der ein Wachstum der der Wundfläche anliegenden Zellen ermöglichen würde. Es bildet sich kein Callus und die Zellen verbleiben in ihrem regenerationsfähigen Zustande. Tatsächlich beobachtet man, daß an diesen Wurzeln nach ihrem Befreien aus dem Gipsverbande die Regeneration schneller und regelmäßiger vor sich geht als an angeschnittenen, eingegipsten und nachher befreiten Wurzeln.

Es lag nicht in meiner Absicht, den Einfluß der äußeren Faktoren auf die Regeneration erschöpfend zu untersuchen und zu behandeln. Aus den hier angeführten Tatsachen kann jedoch geschlossen werden, daß die Regenerationsvorgänge in einigen Beziehungen von anderen formalen Bedingungen abhängig sein können als das Längenwachstum der Wurzeln und daß diese Bedingungen für einzelne Phasen des Vorganges selbst verschieden sein können. So geht die Regeneration bei einer niedrigen Temperatur, welche noch ein deutliches Wachstum zuläßt, nicht vor sich, die internen Vorgänge, welche die Regeneration vorbereiten, werden jedoch durch diese Temperatur nicht unterdrückt. Diese Vorgänge spielen sich nach Simon auch bei völliger mechanischer Hemmung ab, wie sie durch das Eingipsen erzielt wird. In meinen Versuchen, die nur an *Vicia faba* angestellt wurden, wurde der Regenerationsvorgang an dekapitierten Wurzeln schon durch ein vier Tage andauerndes Eingipsen ein wenig verzögert. Daß die Regenerationsvorgänge eine spezifische Abhängigkeit von den Außenbedingungen aufweisen, beweist die von Simon angeführte Tatsache, daß an dekapitierten *Zea*-Wurzeln die Regeneration fast mit normaler Geschwindigkeit vor sich geht, wenn dieselben in $^3/_4\,^0/_0$ igem Ätherwasser kultiviert werden, wo ihr Längenwachstum zunächst stark herabgesetzt und später ganz sistiert wird. In unseren Versuchen wurden angeschnittene Wurzeln mit Chloralhydrat behandelt und hierauf unter normalen Bedingungen kultiviert. Im Gegensatz zur Ätherwirkung wurde hier die Regeneration ähnlich wie das Längenwachstum verzögert. Der neu gebildete Vegetationspunkt sistierte auch nicht sein Wachstum, wie das Simon bei *Zea*-Wurzeln bei Ätherwirkung beobachtet hat.

Neben äußeren Faktoren sind die Regenerationsvorgänge auch von inneren Bedingungen abhängig. Als solche können zunächst die mit dem Entwicklungsstadium in Zusammenhang stehenden Zustände angeführt werden (Lopriore I, p. 289). Ich habe an den Keimwurzeln von *Vicia faba* Versuche angestellt, wo 6—8 mm, 15—20 cm, 25—30 cm lange Keimwurzeln dekapitiert und in Sägespähnen bei 18—21° C. kultiviert wurden, doch war in der Regenerationszeit kein Unterschied festzustellen. In einigen Fällen schien es mir, daß bei älteren Wurzeln die Regeneration langsamer vor sich geht, als bei ganz jungen, aber der Unterschied betrug nicht mehr als etwa einen halben Tag und außerdem trat er nicht immer deutlich auf. Dagegen war es sehr gut möglich, bei *Ficaria verna* festzustellen, daß jene Wurzeln, die zu Wurzelknollen bestimmt sind, früher ihre Regenerationsfähigkeit einbüßen, als sie ihr Längenwachstum einstellen. Dekapitierte Wurzeln erfuhren z. B. noch einen Zuwachs von 1—2 mm, aber eine Regeneration trat an ihnen nicht auf. Wurde jedoch die junge Wurzelknolle etwa in der ersten Hälfte ihrer Wachstumsperiode dekapitiert, so wurde die Spitze in vier Tagen regeneriert. Hier hängt also die Regenerationsfähigkeit deutlich mit der Wachstumsperiode, d. h. mit dem Entwicklungsstadium der Wurzel zusammen. Das ist um so auffallender, als auch in jenem Stadium, wo die Wurzel keiner Regeneration mehr fähig ist, in derselben ziemlich reichliche Zellteilungen vor sich gehen. Demnach besteht die Regenerationsfähigkeit nicht einfach in der Zellteilungs- und Wachstumsfähigkeit eines Organes.

Aber es kann auch ein umgekehrter Fall angeführt werden, wo ein Organ, das später regenerationsfähig ist, in seinem jüngsten Stadium diese Fähigkeit nicht besitzt. Das bezieht sich auf die jungen Seitenwurzelanlagen in der Keimwurzel von *Cucurbita Pepo*. Diese Anlagen wurden in mehreren Versuchen gelegentlich durchschnitten oder angeschnitten, doch wurde an ihnen keine Regeneration beobachtet. Doch muß bemerkt werden, daß es sich um ganz junge, nicht mehr als 3—5 mm von der Wurzelspitze entfernte Wurzelanlagen handelte.

Wenn man die einzelnen Entwicklungsstadien als innere Bedingungen auffaßt, so müssen auch jene Wachstumsstadien, die jede Zelle oder jede Zone der Wurzelspitze durchmachen, als innere Bedingungen gelten. Jede Zelle und jede Zone der Wurzelspitze verändert während des normalen Wachstums der Wurzel ihre

physiologischen Eigenschaften, so daß zu jeder Zeit die Wachstumszone der Wurzel aus Zonen besteht, die sich durch ihre augenblicklichen physiologischen Eigenschaften beträchtlich unterscheiden. Diese Unterschiede bedingen nicht nur Unterschiede in der Regenerationsfähigkeit, sondern auch in der Art des Regenerationsvorganges. Die Wurzelspitze besteht jedoch aus verschiedenen Zellschichten und auch diese können unter einander verschieden sein.

Wenn man daher die Wurzel in verschiedener Höhe oder in verschiedener Richtung durch- oder anschneidet, so können dadurch recht verschiedene innere Bedingungen des Regenerationsvorganges geschaffen werden, da das Zellenmaterial, welches an der Regeneration teilnimmt, von recht verschiedenen physiologischen Eigenschaften sein kann. Dies äußert sich darin, daß die Regeneration in verschiedenen Entfernungen vom Transversalmeristem mit verschiedener Geschwindigkeit und auch in verschiedener Art vor sich geht. Je weiter vom Transversalmeristem die Zonen liegen, welche gezwungen sind zu regenerieren, desto langsamer geht dieselbe vor sich, obzwar der Unterschied nicht groß ist.

Simon gibt übereinstimmend mit Prantl (I) an, daß bei *Zea*-Wurzeln eine direkte Regeneration noch ausgelöst wird, wenn die Wurzel etwa $^3/_4$ mm von der Spitze der Haube entfernt abgeschnitten wird. Wird von der Spitze (inkl. Haube) $^3/_4$—1 mm abgetragen, so stellt sich nur noch eine partielle Regeneration ein. Wird noch mehr als 1 mm von der Spitze genommen, so ist keine echte Regeneration (Restitution) mehr möglich. Simon bemerkt auch, daß die Wurzeln von *Allium* nur bei einer viel geringeren Dekapitation als jene von *Zea* imstande sind zu regenerieren. Wir haben gesehen, daß auch bei *Vicia faba* die Regeneration direkt nur in der nächsten Nähe des Transversalmeristems ausgelöst werden kann, daß sie dann allmählich in eine partielle übergeht und daß schließlich Zonen kommen, welche überhaupt keiner Regeneration fähig sind. Doch ist hier die Zone der direkten Regeneration länger als bei *Zea Mais*, sie reicht etwa 0,6 mm hinter das Transversalmeristem, hierauf folgt eine etwa 0,4 mm lange Zone, wo die Regeneration einen Übergang von der direkten zur partiellen vorstellt und schließlich eine etwa 0,3—0,5 mm lange Zone der echten partiellen Regeneration.

Je jünger die Zone ist, die regenerieren soll, desto leichter wird die Regeneration ausgelöst. Besteht die Wundfläche aus Zellen von ungleichem Alter, also auch von ungleicher Regenerations-

fähigkeit, wie das z. B. dann der Fall ist, wenn die Wurzel durch einen schräg geführten Schnitt dekapitiert wird, so nimmt an der Regeneration bloß die der Spitze näher gelegene Hälfte der Wundfläche teil. Der Regenerationsvorgang ist gewissermaßen in die äußerste Spitze des Wurzelstumpfes verschoben, welcher aus den relativ jüngsten und regenerationsfähigsten Zellen besteht. Und wir haben gesehen, daß diese jüngeren Zellen derartig prävalieren, daß es der älteren Hälfte der Wundfläche unter ihrem Einfluß verhindert wird, an der Regeneration sich zu beteiligen. Daß dieselbe jedoch regenerationsfähig ist, beweist der Versuch, wo die schräge Dekapitationswundfläche durch einen Längsschnitt in einen aus jüngeren, dem Transversalmeristem ursprünglich näher gelegenen und einen aus älteren Zellen bestehenden Teil halbiert wurde. Dann wurden zwei neue Spitzen gebildet und wenn auch die sich an dem älteren Teile entwickelnde Spitze durch den Einfluß der an dem jüngeren Teile gebildeten Wurzelspitze in ihrer Ausbildung und im weiteren Wachstum gehemmt wird, so hat das nichts von der Regenerationsfähigkeit an sich zu sagen. Denn man kann in Versuchen, wo der Dekapitationseinschnitt einen kleinen Winkel mit der Querrichtung schließt (20—30 °) durch Abschneiden der stärker wachsenden Spitze die andere zuweilen zur vollkommeneren Ausbildung und zu starkem Wachstum bringen. Wenn ohne einen solchen, die Wundfläche in zwei ungleichartige Hälften trennenden Einschnitt die obere Partie derselben am Regenerationsvorgang nicht teilnehmen kann, so wird ihr das offenbar durch den Einfluß der unteren Partie der Wundfläche, welcher jüngere und regenerationsfähigere Zellen anliegen, verhindert. Hierin äußern sich bestimmte Beziehungen zwischen einzelnen Teilen der Wundfläche, welche jedoch durch einen Längseinschnitt unterbrochen werden. Dieselben werden in der queren oder schrägen Richtung vermittelt, nicht jedoch in longitudinaler Richtung, denn wenn die Wurzel derart dekapitiert wird, daß zwei Einschnitte in ungleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten geführt werden, deren Enden dann durch einen longitudinalen Schnitt verbunden werden, so daß die Wundflächen die Form von einem ⌐⌊ oder ⌐⌋ haben, so werden (falls an beiden Querwundflächen eine direkte Regeneration möglich ist) zwei neue Wurzelspitzen, eine an der oberen, die andere an der unteren Wundfläche gebildet. In diesem Falle kann also die an der unteren Wundfläche vor sich gehende Regeneration nicht denselben Prozeß an der oberen verhindern. Im Grunde das-

selbe geschieht auch an dekapitierten Wurzeln, welche noch durch einen ein wenig höher geführten Quereinschnitt verwundet wurden. Auch da wird durch die Regenerationstätigkeit der jüngeren Zellen, die der Dekapitationswundfläche anliegen, dieselbe Tätigkeit an der oberen Wundfläche des Einschnittes nicht verhindert. Da müßten sich jene Vorgänge, in welchen die korrelativen Beziehungen bestehen, in gebrochenen oder gekrümmten Bahnen fortpflanzen, sollte auch in den oben besprochenen Fällen die Regeneration an den oberen Wundflächen verhindert werden, was offenbar nicht möglich ist. Über das Wesen dieser Beziehungen haben wir uns dahin geäußert, daß sie in erster Reihe in einer bestimmt gerichteten Leitung der plastischen Stoffe bestehen könnten.

Wir begreifen nun, warum durch schräg von unten geführte Einschnitte im allgemeinen leichter Neubildungen von Wurzelspitzen ausgelöst werden, als durch Quereinschnitte, welche ungefähr in mittlerer Entfernung zwischen dem Anfang und dem Ende des schrägen Einschnittes geführt werden. Der Seitenlappen enthält jüngere und regenerationsfähigere Zellen in seinem unteren Teile als diejenigen sind, welche der oberen Wundfläche eines Quereinschnittes anliegen. Es ist weiter sehr wahrscheinlich, daß hier noch ein anderes Moment entscheidet, nämlich dasjenige der Strömung von Bau- und Betriebsstoffen. In den Seitenlappen strömen diese Stoffe sicher in ziemlich großer Menge ein, da ja in denselben etwa die Hälfte des Pleroms eintritt. Es ist sicher, daß sich diese Stoffe in dem blind endigenden Seitenlappen anhäufen, sonst müßte angenommen werden, daß sie wieder zurückströmen, was wenigstens für eine bestimmte Zeit nach der Verwundung ausgeschlossen ist. Die Anhäufung der Baustoffe in dem Seitenlappen könnte nun die Bedingung einer raschen und leichten Regeneration sein. Dafür spricht auch der Umstand, daß in den Seitenlappen die Stärke früher und in größerer Menge abgelagert wird, als in dem an der oberen Wundfläche eines Quereinschnittes sich bildenden Callus, der dann zur provisorischen Wurzelhaube wird. Es werden zwar auch an einem Quereinschnitt die plastischen Stoffe angehäuft, aber sie können sich in der Querrichtung auf die übrigen Teile des Wurzelkörpers verbreiten, da sich in dieser Richtung unzweifelhaft in dem Wurzelmeristem Stoffe eher bewegen können als in der basipetalen Richtung.

Wir sehen daher, daß die Anhäufung der plastischen Stoffe — wenn sie auch keinen auslösenden Faktor abgibt — so doch eine

innere Bedingung für das leichtere Vorsichgehen der Regeneration vorstellen kann. Daß eine genügende Ernährung eine unerläßliche Bedingung für einen Regenerationsvorgang vorstellt, ist eigentlich selbstverständlich, geht aber aus unseren Versuchen mit abgeschnittenen Wurzeln (Versuch 22) zur Genüge direkt hervor. Eine reiche Ernährung oder eine starke Anhäufung von plastischen Stoffen an der Stelle, wo die Regeneration stattfinden soll, kann wohl auf die Intensität des Vorganges einen Einfluß ausüben, besonders wenn korrelative Einflüsse mitwirken.

Man kann die Art, wie die Regenerationsfähigkeit mit der zunehmenden Entfernung vom Vegetationspunkt bei *Vicia faba* abnimmt, noch näher präzisieren. Dieselbe beschränkt sich nämlich immer mehr auf das Perikambium und die demselben anliegenden Zellschichten. Im Plerom nimmt sie derart ab, daß durch seine Tätigkeit nur eine Callusbildung angeregt wird, welche nicht mehr zur Differenzierung eines normalen Vegetationspunktes führt. Zunächst werden noch an dem durch die Tätigkeit des Perikambiums und der demselben anliegenden Zellschichten entstandenen Ringwall mehrere getrennte Vegetationspunkte gebildet, später nicht einmal diese. Dicht hinter dem Transversalmeristem wird bei *Vicia faba* der Vegetationspunkt auch unter Mitwirkung der inneren und mittleren Zellschichten des Periblems gebildet, natürlich geht die Mehrzahl der das Transversalmeristem zusammensetzenden Zellen aus den Geweben des Zentralzylinders hervor. Bei *Zea Mais* beteiligt sich an der Regeneration nur das Plerom, allerdings jedoch alle seine Gewebe. In einer größeren Entfernung vom Vegetationspunkt erlischt nach Simon bei *Zea Mais* die Regenerationsfähigkeit der inneren Pleromelemente, ein einheitlicher Vegetationspunkt entsteht durch das Zusammenwachsen des oben erwähnten Ringwalles. Bei *Vicia faba* gibt es zunächst eine Zone, wo von den Periblemschichten bloß etwa die innersten an dem Regenerationsvorgang teilnehmen, wobei noch alle Plerомreihen regenerationsfähig sind. Da kann noch eine einheitliche Spitze unter Beteiligung aller Plerомreihen gebildet werden. Hierauf folgt eine Zone, wo die inneren Plerомreihen ebenso regenerationsunfähig werden, wie die äußeren Periblemschichten. Dann beteiligt sich an der Bildung der neuen Spitze nur ein ziemlich kleiner Teil der Wundfläche.

Niemals wird die Epidermis sowie die äußersten Rindenschichten, soweit sie schon deutlich differenziert sind, zur Bildung des Vegetationspunktes einbezogen. Das gilt auch für die Seiten-

regeneration, bei welcher sich die Regenerationsfähigkeit ebenfalls allmählich auf das Perikambium und die demselben anliegenden Periblem- und Pleromschichten beschränkt. Ähnliches fand Simon bei *Zea Mais*. Die Haubenzellen werden durch die Verwundung zu keinen neuen Teilungen, auch zu keinen auf eine Wundheilung hinzielenden Prozessen angeregt.

Die Fähigkeit einzelner Zellschichten und Zonen, an dem Regenerationsvorgang teilzunehmen, bildet natürlich eine wichtige innere Bedingung der Regeneration. Nicht minder wichtig erscheint jedoch auch die Anwesenheit von bestimmten Geweben in den Pflanzenteilen, welche regenerieren sollen, ihre Zusammensetzung aus bestimmten Geweben. Simon hat bewiesen, daß das Perikambium notwendig vorhanden sein muß, wenn die Regeneration möglich sein soll. Ich kann das in vollem Umfange bestätigen. Durch mannigfach variierte Versuche konnte ich mich überzeugen, daß sich das Perikambium in dieser Beziehung durch kein anderes Gewebe der Wurzelspitze ersetzen läßt, daß es daher höchst wahrscheinlich ist, daß durch seine Gegenwart die regeneratorische Tätigkeit ausgelöst wird (Simon I, p. 141). Aber es muß auch ein Material geben, in welchem die Regenerationsvorgänge ausgelöst und fortgeführt werden könnten und die Zusammensetzung dieses Materials ist nicht gleichgültig.

Ich meine, aus meinen Versuchen darf gefolgert werden, daß die Zahl der Zellreihen, welche der Regeneration zur Disposition stehen, nicht unter ein bestimmtes Maß sinken darf, wenn der Vorgang zur Bildung einer normalen Wurzelspitze führen soll. Zweitens — ich weiß nicht, ob das auch für andere Arten als für *Vicia faba* gilt und will es daher nicht verallgemeinern — muß die Regeneration neben Perikambialelementen sowohl Periblem- als auch noch Pleromelemente zur Disposition haben, wenn eine wirkliche, vollkommene Wurzelspitze gebildet werden soll. Versuche mit verschiedenartig angeschnittenen Lamellen haben gezeigt, daß keine vollkommene Neubildung einer Wurzelspitze möglich war, wenn die Gewebestreifen nachfolgende Gewebe enthielten:

1. nur das Periblem,
2. nur das Plerom,
3. Periblem und Perikambium (ohne Pleromelemente),
4. Plerom und Perikambium (ohne Rindenelemente).

Wohl könnte angenommen werden, daß in Fällen, wo die Schnitte dicht am Perikambium geführt wurden, dasselbe derart

beschädigt wurde, daß es nicht normal fungieren konnte. Da jedoch das Perikambium in solchen Fällen dennoch eine gewisse Tätigkeit — zuweilen auch Zellteilung — kund gibt, so scheint mir, daß durch diese Annahme nicht alles erklärt werden kann, obzwar die Möglichkeit einer gelegentlichen, tief gehenden Beschädigung der betreffenden Zellschicht nicht geleugnet werden soll. Es könnten hier noch andere Umstände maßgebend sein. Aber nicht nur die Zusammensetzung des regenerierenden Meristems, sondern auch die Anzahl der Zellreihen, an welchen die Regeneration vor sich gehen soll, ist wichtig. Es wird nämlich die Regeneration verzögert, erschwert oder sogar gehemmt, wenn ihr eine zu geringe Zahl von Zellsträngen zur Disposition steht, mögen dieselben alle nötigen Gewebe unter sich enthalten. Es könnte sein, daß auch hier der Wundreiz schuld daran ist. In einem kleineren Gewebekomplex wird sich der traumatische Reiz viel intensiver fühlen lassen, als in einem großen. Wenn man bedenkt, daß an den Wundflächen die Zellen direkt beschädigt werden und daß die weiteren Zellen meist callusartig hypertrophieren, so daß sie sich dann am Regenerationsvorgang nicht beteiligen können, so wird man wohl begreifen, daß in kleineren Gewebekomplexen durch die Verwundung eine relativ größere Anzahl von Zellen für die Regeneration verloren geht. Außerdem könnte es sich jedoch auch um eine traumatische Überreizung handeln (vgl. Olufsen I), welche die normale Regenerationsfähigkeit im ganzen Gewebekomplex herabsetzt.

Obzwar die Regenerationsvorgänge bei den Wurzeln in gleichem Maße von Außenbedingungen abhängig sind, wie andere Wachstumserscheinungen der Pflanze, so ließ sich doch bisher keine solche Abhängigkeit feststellen, wo durch die äußeren Faktoren die Art und Weise der Regeneration beeinflußt und verändert gewesen wäre. Wenn überhaupt eine Regeneration stattfindet, so geht sie unter allen äußeren Bedingungen in gleicher Art vor sich. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß sich wenigstens das wird erzielen lassen, daß eine Wurzel, welche unter normalen Verhältnissen direkt regeneriert hätte, dies durch gewisse äußere Faktoren partiell zu tun gezwungen werden wird. Zu dieser Annahme führen mich Erfahrungen, die ich an angeschnittenen und eingegipsten und auch teilweise an chloralisierten Wurzeln gemacht habe. Eine mechanische Hemmung (und vielleicht auch eine solche, die durch extreme Temperatur bewirkt wird) der Regeneration bleibt keineswegs in allen

Fällen ohne Einfluß auf die an die Wundfläche angrenzenden Gewebe. Und so könnte unter bestimmten äußeren Faktoren vielleicht zwar die Regeneration gehemmt werden, die der Wundfläche anliegenden Zellen könnten jedoch unterdessen in jenes Stadium treten, wo nur eine partielle Regeneration möglich ist. Allerdings wäre das keine direkte, qualitative Beeinflussung der Regeneration.

Auf die mannigfache Beeinflussung des Regenerationsvorganges durch die Art der Verwundung wurde schon hingewiesen. In den meisten Fällen wurde durch dieselbe die Stelle, an welcher die Regeneration vor sich gehen soll, das Zellenmaterial, welches dabei beteiligt werden soll, die Größe und das weitere Schicksal des Regenerates bestimmt. Dieses tritt meist in Form einer normalen einheitlichen Wurzelspitze auf. Dennoch konnten wir durch besondere Umstände bewirken, daß das Regenerat von abnormer Form war und diese abnorme Form ziemlich lange behielt. Dabei war zu beobachten, daß eine solche Wurzelspitze entweder allmählich die typische Form wieder erreicht, oder ihre abnorme Form behält, jedoch das Wachstum allmählich einstellt. Die Art der Verwundung, durch welche die Regeneration ausgelöst wurde, und zwar in erster Reihe die Größe und Orientierung der Wundflächen bedingen daher nicht nur die Form des Regenerates, sondern auch seine weitere Wachstumsfähigkeit. Es muß nochmals hervorgehoben werden, daß die Wurzel nicht die Fähigkeit besitzt, in allen Fällen, wo die Regeneration überhaupt ausgelöst wird, eine normale einheitliche neue Spitze zu bilden. Es wurde ja mehrfach beobachtet, daß schon bei einer durch eine einfache Dekapitation ausgelösten partiellen Regeneration nicht eine einheitliche neue Spitze, sondern zwei oder sogar drei Spitzen entstehen können.

Wir können daher sagen, daß der „Regenerationsmechanismus“ bloß unter bestimmten Bedingungen und in bestimmten Grenzen normal fungiert, daß er jedoch auch zu einer Tätigkeit veranlaßt werden kann, welche kein normales Resultat liefert. Man könnte nämlich denken, daß die Regeneration, wenn sie überhaupt ausgelöst wird und die äußeren formalen Bedingungen günstig sind, immer zu einem normalen Regenerat führt. Das trifft jedoch nicht zu.

XII. Die Beziehungen zwischen einzelnen Regenerationsvorgängen und der Reproduktion.

Bereits Simon hat untersucht, ob sich an einer dekapitierten Wurzel die Regeneration durch Reproduktion, d. h. durch Bildung von Seitenwurzeln, welche die abgeschnittene Spitze ersetzen könnten, substituieren ließe, so zwar, daß durch diese Ersatztätigkeit die regenerative Neubildung der abgeschnittenen Wurzelspitze verhindert wäre und umgekehrt. Es ist dies jedoch in keinem Falle gelungen. Sobald eine Regeneration ausgelöst wird, geht dieselbe trotz der gleichzeitig stattfindenden Neubildung von Seitenwurzeln ungestört vor sich. Wir haben dies z. B. bei den Wurzeln von *Cucurbita pepo* gesehen, wo die Regeneration an den dekapitierten Wurzeln in der nächsten Nähe (0,6 mm) einer Seitenwurzelanlage stattfindet. Dabei handelt es sich um die direkte Regeneration. Hingegen muß ich bemerken, daß eine partielle Regeneration bei den von mir untersuchten Wurzeln nicht vor sich ging und daß es möglich wäre, dies auf die Anwesenheit von Seitenwurzelanlagen zurückzuführen. Denn es geht keine partielle Regeneration vor sich, auch wenn die Verwundung in Partien geschieht, wo noch reichliche Teilungen vorhanden sind und wo man dieselbe im Vergleiche mit den Wurzeln anderer Pflanzen noch erwarten dürfte. Unsere Versuche haben auch bewiesen, daß die Regeneration bei *Cucurbita* auch nach Einschnitten vor sich geht, allerdings wieder bloß eine direkte Regeneration. Auch hier wurde keine partielle Regeneration beobachtet. Es scheint daher, daß die partielle Regeneration durch eine gleichzeitig vor sich gehende Reproduktion ersetzt und verhindert werden kann.

Noch in einem anderen Fall ließ sich die partielle Regeneration verhindern. Wenn nach quer oder schräg geführten Einschnitten eine neue Spitze gebildet wird, welche die Funktion der ursprünglichen Spitze übernimmt, so kann man diese zu neuem Wachstum anregen, wenn die neue Wurzelspitze abgeschnitten wird. Dabei beobachtet man, daß, wenn die neue Spitze so dekapitiert wird, daß eine direkte Regeneration möglich ist, dieselbe tatsächlich stattfindet, auch wenn sich die alte Spitze in nächster Nachbarschaft der dekapitierten neuen befindet. Die direkte Regeneration wird daher durch eine in der nächsten Nähe sich befindende wachstumsfähige Wurzelanlage nicht gehemmt. Während der Regeneration

kann die alte Spitze ihr Wachstum wieder aufnehmen und auch nach erfolgter Regeneration weiter wachsen, wogegen die neue Spitze bald ihr Wachstum einstellt. Aber es ist auch möglich, daß die alte Spitze während der Regeneration schwach zu wachsen beginnt, nach erfolgter Regeneration jedoch zu wachsen wieder aufhört. Diese Umstände haben auf die Regeneration selbst keinen Einfluß. Wenn jedoch die Dekapitation so geschieht, daß bloß eine partielle Regeneration möglich ist, so findet sie meist nicht statt. Zwar erscheinen im Perikambium der dekapitierten Wurzelspitze sowie in den demselben anliegenden Zellschichten zahlreiche Teilungen, aber zur Ausbildung einer neuen Spitze kommt es nicht. Unterdessen begann die ursprüngliche, zur Seite gekrümmte Spitze wieder zu wachsen, die dekapitierte Spitze stellt dann ihre Weiterentwicklung ein. Daß die in ihrer Nähe befindliche Wurzelanlage schuld daran war, daß sie nicht vollkommen regenerierte, läßt sich einfach beweisen. Zunächst ist zu bemerken, daß die Regeneration, auch wenn bloß eine partielle möglich ist, zur Bildung einer vollkommen neuen Spitze führt, wenn die ursprüngliche Spitze bloß durch Periblemzellen oder einen ganz kleinen Teil des Pleroms mit dem Wurzelkörper zusammenhängt. Dann nimmt dieselbe nicht mehr ihr Wachstum wieder auf, hingegen erfolgt eine Regeneration der dekapitierten neuen Spitze. Noch deutlicher ist die Abhängigkeit der partiellen Regeneration von dem Vorhandensein einer wachstumsfähigen Wurzelspitze in der nächsten Nähe der Wunde dann zu sehen, wenn die alte Spitze abgeschnitten und die neue so dekapitiert wird, daß bloß eine partielle Regeneration möglich ist. Dann erfolgt diese immer und es wird eine neue vollkommene Spitze gebildet.

Hingegen gelang es mir niemals, an gegabelten Wurzeln die direkte Regeneration einer Wurzelhälfte durch den korrelativen Einfluß der anderen wachsenden Wurzelspitze zu hemmen. Es wurden an gegabelten Wurzeln, wo beide Wurzeläste gleich lang waren, oder wo einer stärker wuchs, oder gar sein Wachstum schon eingestellt hatte, die Wurzelspitzen an beiden Ästen oder an einem und zwar entweder an dem schwächer oder dem stärker wachsenden durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem geführten Querschnitt dekapitiert. In jedem Falle regenerierten die Wurzelspitzen prompt in drei Tagen, auch dann, wenn es sich um einen Wurzelast handelt, der vor der Dekapitation kein merkliches Wachstum aufwies. Es wurden hier also durch die Dekapitation

Regenerationsvorgänge an einem nicht wachsenden Organ ausgelöst, wobei bemerkenswert ist, daß der Wurzelast nach erfolgter Regeneration ebenfalls kein Längenwachstum aufweist. Aber auch hier war nur eine direkte Regeneration möglich. Wurde der Schnitt in einer Zone geführt, wo nur eine partielle Regeneration möglich war, so blieb dieselbe aus.

Wir sehen also, daß unter bestimmten Umständen die partielle Regeneration durch das Vorhandensein von wachstumsfähigen Wurzelanlagen in der nächsten Nähe der Wundfläche, an welcher die Regeneration vor sich gehen soll, gehemmt werden kann. Analog ist auch zu bemerken, wenn die Wurzel durch mehrere, von gegenüberliegenden Seiten geführte Einschnitte verwundet wird. Dann bleibt meist die Neubildung jener Wurzelspitzen, welche nur durch partielle Regeneration gebildet werden könnten, aus und zwar auch dann, wenn der Einschnitt so tief geführt wird, daß sonst (d. h. wenn die Wurzel bloß durch einen solchen Einschnitt verwundet wäre) durch denselben die Neubildung einer Spitze ausgelöst wäre. Dagegen kann an derselben Wurzel in der Zone der direkten Regeneration eine vollkommene neue Spitze gebildet werden, auch wenn der Einschnitt, durch welchen dieser regenerative Prozeß ausgelöst wurde, nicht so tief ist, wie der in der Zone der partiellen Regeneration geführte. Hier wird die partielle Regeneration nicht durch das Vorhandensein von wachstumsfähigen Wurzelanlagen, sondern durch einen anderen Regenerationsprozeß verhindert. Es läßt sich überhaupt beobachten, daß die direkte Regeneration leichter ausgelöst wird und ein wenig schneller vor sich geht als die partielle. Diese wird auch leichter unterdrückt. Wenn das ganze Plerom oder mehr als drei Viertel desselben durchschnitten werden, so tritt auch nach zwei von entgegengesetzten Seiten geführten Einschnitten eine partielle Regeneration am oberen Einschnitt ein, wogegen die direkte am unteren Einschnitt ausbleibt. Die Ursache dieser Erscheinung besteht wohl darin, daß zu der unteren Wundfläche zu wenig Nährstoffe gelangen.

Nicht so die direkte Regeneration. In keinem einzigen Fall ist es uns gelungen, dieselbe durch einen anderen Bildungsvorgang zu hemmen. Wir haben auch gesehen, daß dieselbe Wurzel in der nächsten Nähe zwei ganz gleiche Wurzelspitzen durch direkte Regeneration bilden kann, wie z. B. dann, wenn eine dekapitierte Wurzel noch durch einen ein wenig höher geführten Einschnitt verwundet wird. Das ist desto auffallender, weil doch die Reiz-

leitung in longitudinaler Richtung sehr leicht vor sich geht und eine korrelative Beeinflussung der beiden regenerativen Prozesse hier am ehesten denkbar wäre. Begreiflicher ist es, daß dekapitierte und längsgespaltene Wurzeln regenerieren, weil da eine Reizleitung und korrelative gegenseitige Beeinflussung der beiden regenerativen Prozesse viel umständlicher wäre. Daß die Auslösung der Regeneration durch das Vorhandensein von wachstumsfähigen Wurzelspitzen in der Nähe der Verwundung nicht verhindert wird, erhellt aus Versuchen, wo die Wurzel durch quer oder schräg geführte Einschnitte verwundet wurde und wo sich eine neue Spitze gebildet hat und daneben auch die ursprüngliche Spitze weiter wuchs, oder wo dann beide Wurzelspitzen mit ungefähr gleicher Intensität wuchsen. Auch da wäre eine korrelative Verhinderung der Neubildung einer Spitze seitens der ursprünglichen, wachstumsfähigen und mit dem Wurzelkörper in genügend starker Verbindung stehenden Wurzelspitze möglich, sie tritt jedoch nicht ein. Und man kann sogar die Wurzel spalten und hierauf die beiden Hälften durch Quereinschnitte verwunden, sodaß an jeder eine Neubildung der Spitze ausgelöst wird. Man bekommt so an einer Wurzel zwei neue Spitzen und wenn noch die ursprünglichen Wurzelspitzen weiter wachsen, so besitzt die Wurzel vier wachstumsfähige Wurzelspitzen, von denen allerdings im weiteren Verlaufe der Entwicklung bloß zwei Spitzen weiter wachsen. Jedenfalls kann aus diesen Versuchsergebnissen geschlossen werden, daß an der mit wachstumsfähiger Spitze versehenen Wurzel gleichzeitig mehrere Regenerationen ausgelöst werden können, welche auch tatsächlich durchgeführt werden.

Bei der Diskussion der Frage, welche Umstände die Regeneration auslösen, haben wir gesagt, daß es die Unterbrechung einer genügenden Verbindung der regenerationsfähigen Partieen der Wurzel mit dem Vegetationspunkt ist, welche die regenerativen Prozesse auslösen. Wir haben auch gesehen, daß diese Verbindung durch das Perikambium und höchstens noch die demselben anliegenden Zellschichten vermittelt wird. Wird weniger als die Hälfte der Zellreihen des Perikambiums durchschnitten, so tritt keine Regeneration ein. Man könnte dies vielleicht auch so ausdrücken, daß ein genügend starker Einfluß des Vegetationspunktes die Regeneration verhindern kann, daß diese Verhinderung durch das Perikambium vermittelt wird und daß sie nicht mit genügender Intensität eintreten kann, wenn mehr als die Hälfte der Zellreihen

des Perikambiums durchschnitten wird. Doch kommen da noch andere Umstände in Betracht. Bei zwei von entgegengesetzter Seite geführten Einschnitten wird, wenn der obere in der Zone der partiellen Regeneration geführt wird, keine Regeneration ausgelöst und doch ist auch hier das Perikambium so durchschnitten, daß eine Verhinderung der Regeneration nicht möglich ist. Da ist es möglich, daß sich der Einfluß der ursprünglichen Spitze mit jenem der durch den unteren Einschnitt ausgelösten Regeneration summiert und die partielle Regeneration trotz der geschwächten Vermittelung durch das Perikambium verhindert. Die direkte Regeneration wird jedoch auch durch diesen summierten Einfluß nicht verhindert. Das ist wohl begreiflich, da sich auch sonst herausgestellt hat, daß die partielle Regeneration schwieriger auszulösen und leichter zu hemmen ist als die direkte.

Hier können noch einige Bemerkungen über die Korrelationen zwischen einzelnen Teilen des meristematischen Teiles der Wurzeln angeknüpft werden. Wird eine Wurzel durch einen Quereinschnitt verwundet, so hypertrophieren nicht nur einige Zellschichten oberhalb des Einschnittes, sondern auch unter demselben callusartig. Diese Veränderung der meristematischen Zellen, die plasmaarm, relativ größer und unfähig zu reichlicheren Teilungen werden, kann direkt durch die Verwundung verursacht werden, d. h. durch jene Folgen, welche eine Verwundung hat, auch wenn sie zu keiner Entfernung irgend eines Teiles der Pflanze oder einzelner ihrer Glieder führte, also durch Folgen, welche unter bestimmten Bedingungen als Wundshock bezeichnet werden.

Die Verwundung könnte jedoch auch indirekt wirken und zwar dadurch, daß dieselbe eine Unterbrechung der normalen korrelativen Beziehungen zwischen den benachbarten Teilen eines Zellenkomplexes verursacht. Außerdem könnte noch jede Verwundung durch Veränderung der Ernährung der betreffenden Teile wirken. Denn z. B. nach einem Quereinschnitt können die Nährstoffe oberhalb des Einschnittes gestaut werden, unter dem Einschnitte wird zunächst Mangel an Ernährung hervorgerufen. Es ist nicht daran zu zweifeln, daß der Mangel an Nährstoffen auf das Verhalten der meristematischen Zellen einen bedeutenden Einfluß ausübt. Werden ganze, mehrere cm (ja sogar 1—2 dm) lange Wurzeln abgeschnitten und in Sägespänen unter günstigen Bedingungen weiter kultiviert, so verlieren sie bald ihren meristematischen Charakter, sie verlieren die Teilungsfiguren, ihre Zellen

verlängern sich und werden plasmaarm, die Kerne werden im Vergleiche mit der Zellgröße beträchtlich kleiner (aber auch eine absolute Verkleinerung der Kerne läßt sich beobachten). Werden dann solche Wurzeln, wenn der Zustand der Aushungerung nicht allzu lange gedauert hat, in eine Nährlösung gebracht, welche neben anorganischen auch passende organische Nährstoffe enthält, so können die callusartigen Zellen der Wurzelspitze zu neuer Plasmaanreicherung und Teilung angeregt werden. Hier war der callusartige Zustand der die Wurzelspitze zusammensetzenden Zellen sicher durch Mangel an Ernährung bedingt und so könnte auch nach Quereinschnitten die analoge Veränderung der unter dem Einschnitte gelegenen meristematischen Zellen durch mangelhafte Ernährung bedingt sein. Denn in der Wurzelspitze bewegen sich die Nährstoffe vorwiegend in der Längsrichtung, wie aus der Stärkeablagerung nach mehreren Einschnitten sich feststellen läßt. Daß daneben noch anderen Umständen eine Bedeutung zukommt, muß jedoch aus dem Umstande geschlossen werden, daß nach einer Verwundung nicht nur unterhalb, sondern auch oberhalb der Wundfläche Zellen callusartig hypertrophieren, also an Stellen, wo sich Nährstoffe anhäufen. Ob dies durch den Wundreiz oder die Unterbrechung der gegenseitigen Beziehungen zwischen den ober- und unterhalb des Einschnittes befindlichen Zellen verursacht wird, kann nicht entschieden werden. Wenn man feststellen wollte, in welcher Richtung sich dieser Einfluß der Verwundung in der Wurzel auf eine größere Entfernung verbreitet, so muß die durch die ungleiche Ernährung der ober- und unterhalb des Einschnittes befindlichen Zellen bedingte Störung ausgeschaltet werden. Das geschieht, wenn man die Wurzel durch zwei übereinander geführte Quereinschnitte verwundet. Die durch die beiden Einschnitte begrenzte Scheibe wird wohl an ihren beiden Wundflächen gleich mangelhaft ernährt. Und da beobachtet man, daß sich die callusartige Umbildung der Zellen in dieser Scheibe von beiden Wundflächen etwa gleichmäßig verbreitet. Schließlich wird die ganze Scheibe callusartig. Bei schwächeren Verwundungen durch einen einzigen Einschnitt beobachtet man ebenfalls, daß sich die callusartige Veränderung zunächst etwa gleich schnell von dem Einschnitte auf beide Seiten verbreitet, dieselbe hört jedoch oberhalb des Einschnittes früher auf, sodaß dann in der Richtung zum Vegetationspunkt die callöse Partie auf eine bedeutend größere Entfernung verbreitet ist. Dies könnte eine Folge der ungenügenden

Ernährung dieser Partie sein, in welcher sich also der Einfluß der Verwundung selbst mit dem Erfolge einer mangelhaften Ernährung kombiniert. Ob sich mit diesen Faktoren noch ein weiterer Umstand kombiniert, nämlich die Folgen der Unterbrechung der unter dem Einschnitte liegenden Gewebe des meristematischen Teiles der Wurzelspitze mit den oberhalb des Einschnittes befindlichen, kann ich nicht entscheiden, es ist dies jedoch wohl möglich.

Jedenfalls bedingt der Umstand, daß die meristematischen Zellen unter dem Einschnitte auf eine beträchtliche Entfernung callusartig werden können, die merkwürdige Erscheinung, daß die ursprüngliche Wurzelspitze, die durch einen Quereinschnitt verwundet wurde, welcher eine regenerative Bildung einer neuen Wurzelspitze nach sich zog, wenn sie neben der neuen Spitze weiter wächst, bedeutend dünner wird, denn ihre meisten unter dem Einschnitte befindlichen meristematischen Zellreihen werden callusartig und sie werden ähnlich wie die lateralen Teile der Wurzelhaube allmählich abgestoßen. Es ist ein der Regeneration nach einer Längsspaltung entgegengesetzter Vorgang, welcher zur Folge hat, daß die Wurzel dünner wird. Jene Teile, welche ihren organischen Zusammenhang mit dem Wurzelkörper verloren haben, wirft die Wurzel ab. Übrigens haben wir gesehen, daß die Längshälften einer gespaltenen Wurzelspitze nach erfolgter Regeneration nicht vollkommen regenerieren, d. h. nicht die Dicke der ursprünglichen Spitze erreichen. Sollte dies eine Regulation sein, so kann man auch jenen Vorgang, der zum Dünnerwerden der Wurzelspitze führt, als eine Regulation auffassen.

Wenn die ursprüngliche Wurzelspitze nach Quereinschnitten durch eine neue ersetzt wird und weiter nicht wächst, so verliert sie allmählich ihren meristematischen Charakter, nach einer bestimmten Zeit auch die Fähigkeit diesen wieder anzunehmen. Das geschieht desto schneller, je weiter von dem Transversalmeristem (überhaupt vom Vegetationspunkt) und je tiefer der Einschnitt geführt wird. Die dieselbe zusammensetzenden Zellen werden zunächst an der verwundeten Flanke, also an der unter dem Einschnitte liegenden Seite callusartig, vom Ende des Einschnittes verbreitet sich allmählich diese Umänderung der Zellen schief aufwärts, die Zahl der meristematischen Zellreihen, durch welche die alte Spitze mit dem Meristem der neuen Spitze zusammenhängt, wird immer geringer, bis der Zusammenhang bloß durch callusartige Zellen vermittelt wird. Zu dieser Zeit erscheint in der

ganzen Spitze keine Zelle von meristematischem Charakter mehr. So wird eigentlich die ursprüngliche Spitze allmählich von dem Wurzelkörper abgestoßen. Denn sie hängt mit dem Wurzelkörper nur noch durch Zellen zusammen, welche den lateralen Teilen der neu gebildeten Wurzelspitze angehören und sie teilt mit ihnen auch ihr Schicksal.

Es muß jedoch betont werden, daß dies nicht immer der Fall ist. Manchmal, wenn nämlich der Zusammenhang der alten Spitze mit dem Wurzelkörper etwa durch zwei Fünftel der denselben ausbildenden Zellreihen vermittelt wird, nimmt dieselbe einen ähnlichen Charakter an wie die Wurzelrinde und bleibt mit der Wurzel in dauerndem Zusammenhang. Wird der Einschnitt dicht hinter dem Transversalmeristem und nur ein ganz wenig über die Mitte des Pleroms geführt, so tritt ein dritter Fall ein. Der größte Teil der ursprünglichen Spitze bleibt meristematisch, die Spitze krümmt sich nach oben und ihre Zellreihen — die jetzt gewissermaßen umgekehrt verlaufen, nehmen an der Bildung der neuen Spitze teil. Nur ein Teil der äußeren Zellschichten der verwundeten Flanke wird callusartig.

So bleibt die alte Spitze in innigem Zusammenhang mit der neuen, da sie ja auch an ihrer Bildung beteiligt ist, und ich fand sie noch sieben Tage nach der Verwundung in ihrem größten Teile meristematisch. Sie rückt auch nicht, wie das sonst geschieht, in die älteren, ausgewachsenen Teile der Wurzel, sondern sitzt derselben terminal an. Ihr weiteres Schicksal habe ich nicht verfolgt.

Es scheint mir, daß sich nur ein Teil dieser Erscheinungen auf den Erfolg des Wundreizes und der veränderten Ernährungsverhältnisse zurückführen läßt. Wenn die unter dem Einschnitte befindlichen Zellreihen der ursprünglichen Wurzelspitze callusartig werden, so kann das, wie schon erwähnt wurde, eine kombinierte Folge des Wundreizes und der mangelhaften Ernährung sein. Aber wenn auch an der anderen Seite die Zellen der alten Wurzelspitze ihren meristematischen Charakter verlieren, ja wenn dies zunächst in dem dieselbe mit dem Wurzelkörper verbindenden Gewebe geschieht, welcher Vorgang auf eine Abstoßung der ursprünglichen Spitze hinarbeitet, so kann das weder durch den Wundreiz noch durch einen direkten Mangel an Nährstoffen verursacht sein. Vielmehr kann man da annehmen, daß die ursprüngliche Spitze durch den korrelativen Einfluß der neuen kräftig weiter wachsenden Spitze aus dem weiteren Entwicklungsgange der Wurzel ausge-

schaltet wird. Die mangelhafte Ernährung, welche auch das Verschwinden der Statolithenstärke aus der Haube zur Folge hat, kann eine Folge dieser korrelativen Beeinflussung seitens der neuen Spitze sein, wie das schon oben angedeutet wurde. Das alles wird natürlich zum größten Teile ausbleiben, wenn die alte Spitze an der Bildung der neuen teilnimmt.

Es muß nun auch der Erscheinung gedacht werden, daß an dekapitierten und noch dazu angeschnittenen Wurzeln der Regenerationsvorgang an der unteren Wundfläche, durch welche die Spitze entfernt wurde, deutlich zur intakten Seite der Wurzel (d. h. jener, von welcher der Einschnitt nicht geführt wurde) verschoben erscheint. Dies wird nicht durch die an der oberen Wundfläche des Quereinschnittes vor sich gehende Regeneration verursacht, denn dieselbe Erscheinung läßt sich auch dann beobachten, wenn der Einschnitt nicht bis zur Mitte des Pleroms geführt wurde, so daß durch denselben keine Regeneration ausgelöst wurde. Die Verschiebung des Regenerationsvorganges zur intakten Seite der Wurzel ist hier zwar nicht so auffallend, aber immer noch deutlich. Auch durch den Wundreiz an sich wird die Erscheinung kaum verursacht, da sich dieser vorwiegend in basipetaler Richtung fortpflanzt; außerdem lehren einige Versuche an Wurzeln, die dekapitiert und durch schief von oben geführte Einschnitte verwundet wurden, daß die Dekapitation keineswegs die interkalare Regeneration verhindert und doch geht dieselbe in einem Zellenkomplex vor sich, welcher sicher durch den von der unteren (Dekapitations-) Wundfläche basipetal sich fortpflanzenden Wundreiz betroffen wurde.

Dem Wundreiz selbst kommt daher bei der besprochenen Erscheinung keine entscheidende Bedeutung zu. Wir können jedoch noch zwei Faktoren in Erwägung ziehen. Zunächst ist es die korrelative Beziehung der jüngeren Teile des Wurzelmeristems zu den älteren. Durch den Quereinschnitt wurde dieselbe in einer Hälfte der Wurzel unterbrochen und eben diese Unterbrechung könnte es verursacht haben, daß der unter dem Einschnitte liegende Teil der Dekapitationswundfläche an der Regeneration nicht teilnimmt. Es ist möglich, daß diesem Faktor eine bestimmte Bedeutung zukommt, sicher muß jedoch noch der Umstand in Erwägung gezogen werden, daß der unter dem Einschnitte befindliche Teil des Wurzelmeristems mangelhaft ernährt wird. Wenn sich die Nährstoffe in der Wurzelspitze hauptsächlich in longitudinaler Richtung bewegen, so wird durch einen Einschnitt an einer Seite

ihr Strom aufgehalten, die unter dem Einschnitte befindliche Hälfte der Wurzelspitze wird ungenügend ernährt. Außerdem werden die in der angeschnittenen Hälfte strömenden Stoffe bei der durch den Einschnitt ausgelösten Regeneration verbraucht. Bei ganzen abgeschnittenen Wurzeln wird die Regeneration ebenfalls durch Mangel an Nährstoffen gehemmt. Man muß daher diesem Faktor auch in unserem Falle eine große Bedeutung zuschreiben. So wird man dann auch erklären können, warum mehrere übereinander von derselben Seite geführte Einschnitte nicht zu eben so vielen regenerativen Prozessen Anlaß geben können. Alle unter dem obersten Einschnitt befindlichen Wundflächen werden aus mangelhafter Ernährung zu keinen Regenerationsvorgängen veranlaßt werden können. Wenn bei dekapitierten und hierauf angeschnittenen Wurzeln der Einschnitt bedeutend mehr als die Hälfte des Pleroms durchschnitten hat, so kommt es vor, daß an der nicht angeschnittenen Seite der Wurzel an der Dekapitationswundfläche zwar Anfänge einer Regeneration erscheinen, dieselbe wird jedoch noch vor der Differenzierung des Transversalmeristems eingestellt. Auch dies läßt sich als Folge einer mangelhaften Ernährung der Wundfläche erklären; diejenigen Vorgänge, welche an derselben vor sich gegangen sind, wurden auf Kosten der in den betreffenden meristematischen Zellen vor der Dekapitation vorhandenen Bau- und Betriebsstoffe ausgeführt, zu weiteren Vorgängen reichen dieselben nicht aus. Genau dasselbe läßt sich an angeschnittenen oder dekapitierten Wurzeln beobachten, die von der Keimpflanze abgeschnitten und in Sägespänen oder feuchtem Sand isoliert kultiviert wurden (wie im Versuch 22). An den Wundflächen erscheinen deutliche Callushypertrophien, aber die weiteren Vorgänge werden eingestellt. Sie lassen sich jedoch durch passende Ernährung der Wurzeln zum weiteren Fortgang bringen.

XIII. Polarität und Regeneration.

Unter Polarität versteht man die Erscheinung, daß sich an Pflanzen und Pflanzenteilen, die eine morphologische oder physiologische Hauptachse erkennen lassen, bei formativen Vorgängen an einem Ende andere Vorgänge abspielen als an einem anderen und zwar auch dann, wenn sich beide Pole unter gleichen äußeren

Bedingungen befinden. Die Polarität wird also nicht durch die während des formativen Vorganges wirkenden äußeren Faktoren direkt induziert, vielmehr äußert sich in derselben ein Erfolg der Tätigkeit innerer „Kräfte“ (Vöchting I, p. 82f.). Ein viel bearbeitetes Beispiel der Polarität stellen die Sprosse, Wurzeln und Blätter der Gefäßpflanzen vor. Aber auch bei Kryptogamen läßt sich eine solche erkennen, z. B. bei den Moosen (Correns I). Wohl kann die Polarität durch den Einfluß äußerer Faktoren verdeckt werden (Vöchting I, Klebs I), aber sie läßt sich nicht auf die Dauer umkehren.

Bei einigen niederen Pflanzen wird die Polarität während des individuellen Lebens durch äußere Faktoren induziert, sie läßt sich auch durch dieselben wieder umkehren, verändern (*Vaucheria*, *Bryopsis*, Winkler I, Noll II). Eigentlich kann man da von einer wirklichen Polarität nicht gut sprechen, es handelt sich um eine kontinuierliche direkte Beeinflussung der Wachstumsvorgänge durch äußere Faktoren. Teile, welche durch differente Faktoren beeinflußt werden, zeigen auch differente Wachstumsvorgänge. Wirkt auf alle Teile derselbe Faktor, so verhalten sich alle gleich, was bei wirklich polaren Pflanzenteilen nicht der Fall ist.

Die bisherigen, über Polarität der höheren Pflanzen angestellten Versuche beziehen sich meist auf ausgewachsene Pflanzenteile oder doch auf solche, die nicht mehr meristematisch sind. Es scheint mir, daß Versuche an rein meristematischen Pflanzenteilen zu wichtigen Resultaten führen könnten, da es unter anderem möglich wäre, hier auch nicht polar differenzierte Teile aufzufinden und es wäre dadurch die Möglichkeit gegeben, die Entwicklung der Polarität sowie die Abhängigkeit ihres Auftretens von bestimmten Faktoren näher zu verfolgen. Die Wurzelspitzen scheinen dazu das bestgeeignete Material zu sein.

Meine Versuche, die Polarität der meristematischen Wurzelspitze umzukehren, sind jedoch in mancher Hinsicht mißlungen, daher ich sie hier nur ganz kurz anführen will.

Ich habe mir gedacht, daß der Vorgang vielleicht auf eine ähnliche Weise sich auslösen ließe, wie in dem bekannten Versuche von Loeb I mit dem Hydroidpolyp *Tubularia mesembryanthemum*. Loeb schnitt aus dem Stamme Stücke aus und ließ beide Enden gleichmäßig vom Wasser umspülen. Es bildete sich an jedem Ende ein Kopf. Ich dekapitierte Keimwurzeln von *Vicia faba* und schnitt dann

noch das Endstück durch einen etwa 0,5 hinter der Dekapitationswundfläche geführten Querschnitt ab. Dieses meristematische Endstück kultivierte ich in Knopscher Nährlösung, die noch 1—5% Traubenzucker enthielt. Die Anfänge einer Regeneration ließen sich nur an der akroskopen Dekapitationswundfläche beobachten. Besonders zahlreiche Versuche wurden dann so ausgeführt, daß Wurzelspitzen von *Vicia faba* durch einen etwa 0,5—1 mm hinter dem Transversalmeristem geführten Querschnitt isoliert und auf mit Knopscher Nährlösung, der 1—5% Traubenzucker, eventuell noch 0,5—1% Asparagin zugesetzt wurde, durchtränkten Quarzsand gelegt wurden. Der Sand ist vorher mit der Nährlösung sterilisiert worden, die Spitzen wurden jeden Tag auf ein neues, steriles Substrat übertragen (vgl. Hannig I). Doch trat auf der Wundfläche keine Regeneration ein, obzwar ein deutliches Längenwachstum der isolierten Wurzelspitzen zu beobachten war.[1]) Hingegen traten an dekapitierten Wurzeln, deren Endteile abgeschnitten und unter ähnlichen Bedingungen kultiviert wurden, an der Dekapitationswundfläche deutliche Regenerationsvorgänge auf. (Versuch 22.)

Aber es wurde an angeschnittenen Wurzeln von *Ricinus* ein Fall beobachtet, wo an der unteren Wundfläche — die sich allerdings schon in der Zone der partiellen Regeneration befand — ein Gebilde entstand, welches dem bei der partiellen Regeneration auftretenden Callus entsprach. Ich zweifle jedoch, daß man es hier mit einer wirklichen Anlage einer Wurzelspitze zu tun hat. Das Perikambium, welches das Zentrum der fraglichen Callusbildung war, ist ja überhaupt ein teilungsfähiges Gewebe, welches außerdem imstande ist, auch die Nachbarschichten zur Teilung anzuregen und vielleicht handelt es sich um eine einfache Callusbildung, welche überhaupt zu keiner Regeneration führen kann.[2]) Jedenfalls ist es bemerkenswert, daß auch an der basiskopen Wundfläche das Perikambium mit den Nachbarschichten durch die Verwundung zur Entwicklung eines Gebildes angeregt werden kann,

[1]) Erst später fand ich die unten zu besprechenden Erscheinungen an angeschnittenen Wurzelspitzen von *Ricinus*, mit dem ich jedoch keine weiteren Versuche mehr ausführen konnte. Es ist möglich, daß an diesen Wurzeln oder an anderem Material der Versuch gelingen könnte.

[2]) Besonders ist hervorzuheben, daß in diesem Callus keine Stärke abgelagert wird und daß auch die Kerne in keiner Zelle unter dem Einfluß der Schwerkraft beweglich werden.

welches in mancher Hinsicht mit den ersten Stadien der partiellen Regeneration übereinstimmt.

Dagegen gelingt es bei *Vicia faba* und *Ricinus* auf eine andere Art nachzuweisen, daß sich die Zellreihen der meristematischen Wurzelspitze unter bestimmten Bedingungen in ihrer Polarität umkehren lassen. Ich meine hier jene Fälle, wo kräftige Keimwurzeln dicht hinter dem Transversalmeristem quer angeschnitten wurden, wo sich die ursprüngliche Wurzelspitze nach oben krümmte, bis die beiden Wundflächen ungefähr in dieselbe Ebene zu liegen kamen. War der Zusammenhang zwischen dem Wurzelkörper und der ursprünglichen Wurzelspitze noch genügend groß, der Einschnitt jedoch so tief, daß eine Regeneration ausgelöst wurde, so nahm an derselben nicht nur die obere Wundfläche teil, sondern auch einige an der Bildung des keilförmigen Gebildes beteiligten Zellreihen der ursprünglichen Wurzelspitze, ja sogar in einigen Fällen auch ein Teil der unteren Wundfläche. Aus den Figuren 43 und 53 geht hervor, daß sich die Zellreihen in einer Hälfte der neuen Wurzelspitze in den Wurzelkörper, in der anderen jedoch direkt in die ursprüngliche, seitlich dem Wurzelkörper ansitzende Wurzelspitze verfolgen lassen. Am auffallendsten war dies an der in Fig. 53 dargestellten Wurzel zu sehen. Denn hier ließ sich ein Teil des Pleroms aus der ursprünglichen Wurzelspitze direkt in die neue Spitze bis zu ihrem Transversalmeristem und in die neue Haube verfolgen. Einige Zellreihen lassen sich kontinuierlich aus einer Haube in die andere verfolgen. Die beiden Pole dieser Zellreihen sind also gleichgestaltet und fungieren auch formativ gleichartig. Wenn also dieselben ursprünglich eine Polarität besaßen, so ist sie während des Versuches umgekehrt worden, allerdings nicht direkt in den Zellen der betreffenden Reihen, sondern in den Nachkommen jener Zellen, welche an der Regeneration teilgenommen hatten. Die Frage, ob Zellen, die an der unteren Wundfläche liegen, sich an der Regeneration beteiligen können und zwar so, daß ihr basilarer Pol zum apikalen der neuen Spitze werden kann, ist zu bejahen.

Diese Erscheinung läßt mehrere Erklärungen zu. Zunächst ist es möglich, daß die meristematischen Zellreihen (überhaupt die meristematischen Teile der Wurzelspitze) gar keine verticibasilare Polarität aufweisen, so daß da, wo sie genügend stark ernährt werden, auch an ihrem basalen Pole Regeneration stattfinden kann. Unsere Versuche mit abgeschnittenen und isoliert weiter kultivierten

Wurzelspitzen sprechen zwar gegen diese Anschauung, es ist aber immerhin zu erwägen, daß die künstliche Ernährung der isolierten Spitzen keine normale war und daß vielleicht hierin der negative Erfolg unserer Versuche zu suchen ist. Ähnlich wäre es dann zu erklären, daß an angeschnittenen Wurzeln an der unteren Wundfläche kein Regenerat erscheint. Denn die unter dem Einschnitte befindliche Hälfte der Wurzelspitze wird sehr schwach oder überhaupt nicht ernährt und wir konnten durch Versuche direkt nachweisen, daß in solchen Fällen die Regeneration gehemmt oder sogar sistiert wird. Bei jenen Wurzeln, wo auch Zellreihen der ursprünglichen Spitze an der Regeneration beteiligt sind, erreicht diese eine solche Lage, daß sie leicht durch einen in schräger Richtung aus dem Wurzelkörper sich bewegenden Strom der Nährstoffe ernährt werden kann (Fig. 43, Pfeil x), speziell ihre dem Einschnitte näher gelegenen Zellen.

Zweitens ist es möglich, daß schon die meristematischen Zonen und Zellreihen der Wurzelspitze polar sind, daß diese Polarität jedoch leicht umgekehrt werden kann. Die Faktoren, durch welche das geschieht, könnten in unserem Fall entweder ein formativer Einfluß des Wurzelkörpers an die seitlich ansitzende Wurzelspitze sein, oder auch direkt die Richtung des Nährstoffstromes. Die ursprüngliche Spitze krümmt sich nämlich so, daß sie schließlich wie dem Wurzelkörper angewachsen erscheint und es könnte diese Art der Verbindung ihre Polarität beeinflussen. Wir haben gesehen, daß sich der Strom der Nährstoffe in der Wurzelspitze auch leicht in schräger Richtung bewegen kann. Er könnte also leicht in die seitliche angewachsene ursprüngliche Spitze eintreten und sich in derselben in der akrofugalen Richtung, also zur Wundfläche bewegen, wodurch die Polarität der Zellreihen umgekehrt und an der Wundfläche Regenerationsprozesse ausgelöst werden könnten. Wie dem auch sei, es gelingt in einigen Fällen, Zellreihen, welche sonst bloß in der akroskopen Richtung an der Bildung einer neuen Spitze teil nehmen, zu zwingen, dies auch in basiskoper Richtung zu tun. Es wird hier also die Polarität der Zellreihen umgekehrt. Diese Umkehrung bezieht sich jedoch bloß an die mit dem regenerierenden Wurzelkörper seitlich verbundenen Zellreihen, nicht auf den freien, nach oben umgekehrten Teil der ursprünglichen Wurzelspitze. Wird dieselbe, solange sie sich noch im meristematischen Zustande befindet, dekapitiert, so regeneriert sie noch. Und ebenso regeneriert die dekapitierte neu gebildete Spitze, so daß dieselben Zellreihen

an ihren beiden Enden eventuell gleichzeitig aber in entgegengesetzter Richtung zu regenerieren vermögen. Man kann diese Erscheinung auch als eine Heteromorphose bezeichnen (vgl. Morgan I, p. 24, 38 ff., Winkler I). An einem Teil der unteren Wundfläche entsteht eine Neubildung, welche etwas anderes ist als jener Gewebekomplex, mit welchem dieser Teil vor der Verwundung zusammenhing.

Es fragt sich, ob sich auch in Versuchen, wo die Wurzel durch zwei seitliche von entgegengesetzten Seiten, in ungleicher Höhe geführte Einschnitte verwundet wurde, eine Polarität offenbart, wenn an dem oberen Einschnitte (seine genügende Tiefe vorausgesetzt) zuweilen keine neue Spitze gebildet wird. Wir haben gesehen, daß dies dann der Fall ist, wenn der obere Einschnitt in der Zone der partiellen Regeneration geführt wird. Sind beide Einschnitte in der Zone der direkten Regeneration geführt worden, so können an beiden neue Spitzen angelegt werden. Da wir auch in anderen Versuchen, wo es sich sicher um den Ausdruck einer Polarität nicht gehandelt hat, feststellen konnten, daß die partielle Regeneration leicht gehemmt werden kann, so meine ich, daß es sich auch in dem Fall mit zwei Einschnitten nicht um den Ausdruck einer Polarität handelt, sondern um eine Hemmung der partiellen Regeneration durch den korrelativen Einfluß einer gleichzeitig stattfindenden direkten Regeneration.

Auch bei schräg dekapitierten Wurzeln könnte es sich um den Ausdruck einer Polarität handeln, wenn nur die äußerste Spitze des Wurzelstumpfes regeneriert, der größte Teil der Wundfläche jedoch an diesem Vorgang unbeteiligt bleibt. Es ist jedoch viel wahrscheinlicher anzunehmen, daß dieser Umstand durch die ungleiche Regenerationsfähigkeit der an die schräge Wundfläche angrenzenden Zellen und durch die Anhäufung der zugeleiteten Nährstoffe in der Spitze des Wurzelstumpfes bedingt wird.

XIV. Wachstum und Regeneration.

In diesem Kapitel sollen einige Beziehungen zwischen dem Längenwachstum der Wurzeln und der Regeneration behandelt werden, doch soll das Thema nur erschöpft werden, soweit es für unsere Fragen ein Interesse hat. Bekanntlich kann die Verwundung je nach ihrer Größe sehr verschiedenartig auf das Längenwachstum

einwirken. Eine geringfügige Verwundung kann sogar die Wachstumsintensität vorübergehend steigern. Größere Verwundungen hemmen dasselbe. Es sei hierin auf die Arbeiten von Wiesner (I), Molisch (I), F. Darwin (I), Czapek (I), auch auf die Studie von Rothert (I) usw. hingewiesen. Sachs (I) und Simon (l. c.) haben gefunden, daß schwach dekapitierte Wurzeln am ersten Tage nach der Verwundung fast mit normaler Intensität weiterwachsen. Wird hingegen soviel von der Spitze genommen, daß nur eine partielle Regeneration möglich ist, so macht sich schon am ersten Tage eine bedeutende Abnahme der Wachstumsintensität bemerkbar, dagegen verdickt sich die Wurzel ziemlich auffallend. Es fragt sich nun, wie sich die Wachstumsintensität nach einem bloßen Anschneiden der Wurzel zeigen wird.

Das andauernde Längenwachstum der Wurzelspitzen ist durch die andauernde Vermehrung der Zellen in demselben bedingt. Dadurch wird der Streckung ein Material gegeben, denn jede Zelle ist bloß einer begrenzten Streckung fähig, nachdem sie definitiv ausgewachsen ist, stellt sie (ausgenommen diejenigen Zellen, welche ihren embryonalen Charakter bewahrt haben oder jene, welche durch äußere Eingriffe zur neuen Tätigkeit angeregt werden können) unter normalen Bedingungen ihr Wachstum ein. Und so müßte nach dem Aufhören der Zellteilung in der Wurzel auch das Längenwachstum nach einer bestimmten Zeit aufhören. Unter normalen Bedingungen sind in einer Wurzelspitze bloß die den Vegetationspunkt selbst ausbildenden Zellen (d. h. die Initialen) innerhalb der Wachstumsperiode einer unbegrenzten Teilung fähig, in allen übrigen Zellen hört die Teilung früher oder später auf. Wäre die Wurzel nicht fähig, nach der Dekapitation einen neuen Vegetationspunkt zu bilden, so müßte das Wachstum nach Ausklingen der Teilungsfähigkeit der meristematischen Zellen sowie nach ihrem definitiven Auswachsen aufhören, wie das z. B. in den dekapitierten Farnwurzeln der Fall ist. Bei der Regeneration handelt es sich also um die Differenzierung von unbegrenzt (innerhalb der Wachstumsperiode der Wurzel) teilungsfähigen Zellen, welche natürlich auch, wenn die Wurzel ihre normale Struktur behalten soll, eine bestimmte Lagerung einnehmen müssen. Bevor dies geschehen ist, verlängert sich eine dekapitierte Wurzel nur auf Kosten des eben vorhandenen begrenzt teilungsfähigen Zellenmaterials und da, bevor unbegrenzt teilungsfähige Initialen neu differenziert werden, die Teilungen in dem Wurzelstumpf allmählich abnehmen, so wird bis

zu dem Moment, wo neu differenzierte Initialen ihre Tätigkeit aufnehmen, die Wachstumsintensität allmählich abnehmen müssen. Daneben ist zu erwägen, daß der Wundreiz selbst einerseits die Teilungsfähigkeit herabsetzen, andererseits direkt den Streckungsvorgang hemmen kann. So ist es teils zu erklären, daß halbierte Wurzeln, obzwar denselben kein Teil genommen wurde, doch in ihrem Wachstum im Vergleiche mit intakten Wurzeln zurückbleiben (Versuch 7). Weiter kommen noch Momente in Betracht, welche mit dem Zufluß von Bau- und Nährstoffen zusammenhängen. Wird z. B. eine Wurzel durch einen etwa bis zur Mitte des Pleroms reichenden Quereinschnitt verwundet, welcher in einer Zone geführt wird, wo keine Regeneration ausgelöst werden kann (Versuch 6 d), so wird dadurch das Längenwachstum stark gehemmt und diese Hemmung läßt sich noch 96 Stunden nach der Verwundung feststellen. Durch einen Quereinschnitt wird teilweise der Strom der zur Wurzelspitze sich bewegenden Bau- und Nährstoffe gestaut und schon dadurch wird das Längenwachstum herabgesetzt werden müssen. Außerdem werden die der Wundfläche benachbarten Zellen direkt durch den Wundreiz in ihrem Wachstum gehemmt. Der Einfluß dieses Einschnittes ist zunächst an der verwundeten Seite der Wurzel bemerkbar, doch wird später auch an der anderen das Wachstum gehemmt. Die Wurzel sucht nämlich die traumatrope Krümmung auszugleichen. Diese kann auch dadurch verursacht werden, daß die Zellen der verwundeten Wurzelhälfte denjenigen der intakten Seite einen Teil der ihnen zugeführten Nähr- und Baustoffe entziehen.

Bemerkenswert ist der Umstand, daß durch ähnlichen Quereinschnitt, der jedoch dicht hinter dem Transversalmeristem geführt wurde, verwundete Wurzeln (Versuch 6 b, c) keine solche Hemmung aufweisen, auch wenn sie nicht regenerieren. In diesem Fall wird jedoch die ganze Streckungszone in normaler Weise ernährt, die Wunde entfernt sich sehr langsam von der Spitze und außerdem wird der Einschnitt leicht geheilt, wogegen eine Heilung bei Einschnitten, die in einer größeren Entfernung vom Transversalmeristem geführt wurden, unterbleibt oder recht unvollkommen ist. Wie wir bei der Schilderung der inneren Vorgänge in den verwundeten Wurzeln gesehen haben, kann die Heilung einer dicht hinter dem Transversalmeristem angebrachten Wunde vollkommen zu Stande gebracht werden, zunächst wird wohl der im Plerom befindliche Teil der Wunde geheilt und auf dieses Gewebe kommt es in erster

Reihe an. So erklärt sich, daß derartig verwundete Wurzeln im Vergleiche mit intakten Wurzeln entweder keine Wachstumshemmung (wenn der Einschnitt nicht tief war, wie im Versuch 6 c), aufweisen oder bloß eine unbedeutende (wenn der Einschnitt tiefer war, wie in demselben Versuche bei den sub b angeführten Wurzeln). Ebenso wirkt ein schräg von oben bis zur Mitte des Pleroms geführter Einschnitt kaum hemmend auf das Längenwachstum der Wurzeln. Auch da wird die Wunde, wenigstens was das Plerom betrifft, geheilt und den Zellen der verwundeten Zone können keine Bau- und Nährstoffe entzogen werden. Außerdem bleibt, ebenso wie im vorigen Fall, die Initialengruppe ununterbrochen in Tätigkeit, sodaß es der Wurzel auch nicht an Zellenmaterial fehlt.

Sobald jedoch durch die Verwundung eine Regeneration ausgelöst wird, wird dies durch eine beträchtliche Wachstumshemmung begleitet. Wie schon bemerkt wurde, läßt sich das bei dekapitierten Wurzeln a priori erwarten. Den durch einen bloßen Einschnitt verwundeten Wurzeln wurde zwar keine Initialengruppe genommen, aber da unter Umständen, wo der Einschnitt tiefer als zur Mitte des Pleroms reicht, die Wunde nicht geheilt werden kann, so ist die Initialgruppe für den Wurzelkörper so gut wie unnütz. Sie könnte bloß an die intakte Hälfte der Wurzel Zellenmaterial abgeben, welches normal ernährt auch normal wachsen könnte, und da, wie schon erwähnt, die Wunde nicht geheilt wird, so stände die unter dem Einschnitte befindliche Spitze dauernd in einem ungenügenden Zusammenhang mit dem Wurzelkörper. Dadurch würde die Wurzel in einen stark abnormen und für ihr weiteres Gedeihen nachteiligen Zustand geraten. In der Tat beobachtet man jedoch, daß die Wurzel an der oberen Wundfläche eine neue Wurzelspitze bildet und die alte Spitze als unnütz meist zur Seite gekrümmt wird. Und mit dieser Neubildung einer Wurzelspitze steht immer eine starke Wachstumshemmung im Zusammenhange. Dies kann einerseits Folge des Umstandes sein, daß die Initialengruppe der ursprünglichen Wurzelspitze ihre Teilungstätigkeit einstellt oder wenigstens herabsetzt. Es muß eine neue Initialengruppe gebildet werden, bevor dies geschehen ist, mangelt es sicher der Wurzel an neuem Zellenmaterial. Daneben müssen noch andere Momente in Betracht gezogen werden, denn eine Wachstumsverzögerung wird auch an der intakten Seite beobachtet. Wenn man den großen Unterschied erwägt, welchen einerseits bis zur Mitte des Pleroms durch Quereinschnitte und andererseits ebenso

tief durch schief von unten geführte Einschnitte verwundete Wurzeln in ihrem Längenwachstum aufweisen (Versuch 6b, e), so muß man annehmen, daß der Regenerationsvorgang als solcher mit einer bedeutenden Wachstumshemmung verbunden ist.

In Einzelheiten zeigt sich bei angeschnittenen Wurzeln dieselbe Erscheinung wie nach einer Dekapitation. Während der ersten 24 Stunden ist der Zuwachs der intakten sowie der verwundeten Wurzeln ungefähr gleich groß (Versuch 4). In den weiteren 24 Stunden erscheint er bei den verwundeten Wurzeln bedeutend gehemmt, diese Hemmung erscheint in den nachfolgenden Tagen etwas geringer, aber sie läßt sich noch 96 Stunden nach der Verwundung wahrnehmen. In Bezug auf die Folgen einer Dekapitation sei auf den Versuch 5 hingewiesen, wo ebenfalls zu sehen ist, daß die Wachstumshemmung erst während der zweiten 24 Stunden nach der Verwundung zu bemerken ist.

Wie aus dem Versuch 6 zu ersehen ist, ist der Regenerationsvorgang mit einer bedeutenden Wachstumshemmung verbunden. Dies läßt sich, wie schon hervorgehoben wurde, auch an gespaltenen Wurzeln nachweisen. Werden Wurzeln gespalten und unter gleichen Bedingungen mit intakten Wurzeln weiter kultiviert (Versuch 7), so erscheinen diese drei Tage nach der Verwundung viel länger als jene. Daß dies nicht Folge eines Nahrungsmangels ist, da in gespaltenen Wurzeln die der Spitze zuströmenden Bau- und Nährstoffe auf zwei Wurzelspitzen verteilt werden müssen, beweist der Umstand, daß längsgespaltene Wurzeln, denen eine Wurzelhälfte gleich nach der Verwundung abgetrennt wurde, keinen merklich größeren Zuwachs aufweisen als solche, welche beide Hälften regenerieren. Wohl ist bei jenen Wurzeln die regenerierte Wurzelspitze ein wenig dicker als bei diesen, aber im Längenzuwachs ließ sich bei ihnen höchstens ein unbedeutender Vorsprung diesen gegenüber feststellen. Diese Hemmung wird verständlich, wenn wir bedenken, daß auch bei längsgespaltenen Wurzeln eigentlich ein neuer Vegetationspunkt gebildet werden muß, denn in der regenerierenden Wurzelhälfte muß die Initialengruppe nicht nur durch neue Zellen ergänzt werden, sondern es muß auch eine beträchtliche Umlagerung der Initialen eintreten, wenn die beiden Wurzelspitzen die normale Struktur erreichen sollen.

Schon Sachs I hat darauf hingewiesen, daß die Wachstumsfähigkeit von Wurzelteilen, resp. Wurzellappen, welche durch Längsschnitte gebildet werden, davon abhängig ist, ob der betreffende

Lappen Pleromteile enthält oder nicht, sowie ob er mit dem Wurzelkörper durch Pleromelemente verbunden ist oder nicht. Bei dem letzten Umstande handelt es sich wahrscheinlich in erster Reihe um die Zuführung von Nährstoffen, welche in genügender Weise bloß durch Gefäßbündelelemente vermittelt wird. Es ist zwar nicht daran zu zweifeln, daß auch die Rinde an der Stoffleitung beteiligt ist oder sein kann, wie das der Versuch 10_1 beweist. Denn wenn angeschnittenen Wurzeln, welche eine neue Spitze gebildet hatten, dieselbe abgeschnitten wird, so tritt in der Haube der alten ruhenden Spitze auch dann Statolithenstärke auf (obzwar in sehr geringer Menge), wenn sie mit dem Wurzelkörper bloß durch die Rinde zusammenhing. Die alte Spitze kann auch einen ganz geringen Zuwachs und eine geotropische Krümmung aufweisen, aber Wurzelspitzen, welche auch durch Pleromelemente mit dem Wurzelkörper zusammenhängen, wachsen viel stärker und können die abgeschnittene Wurzelspitze (wenn diese nicht direkt regeneriert werden kann) ersetzen, was bei den ersten nicht möglich ist. Eine Verbindung der Wurzelteile durch Pleromelemente mit dem Wurzelkörper ist daher schon wegen der genügenden Ernährung nötig. Daneben kommt jedoch dem Plerom noch eine andere Bedeutung zu. Seine Gegenwart ermöglicht die Regeneration, wobei dem Perikambium eine bevorzugte Bedeutung zukommt; ein Wurzelteil, welcher nicht regeneriert, stellt sein Wachstum ein und das geschieht auch bei Wurzelteilen, die keine Pleromelemente enthalten. Wenn man Wurzelspitzen durch zwei aufeinander senkrechte Längseinschnitte verwundet, so können vier neue Spitzen regeneriert werden und weiter wachsen (Versuch 8). Aber je mehr Plerom die Viertelteile enthalten, desto intensiver wachsen sie. Dasselbe beobachtet man auch an Wurzelspitzen, aus welchen man eine Mittellamelle ausschneidet und diese noch durch Längsschnitte teilt, so daß einige Teile kein Plerom enthalten (Versuch 9). Diese zeigen dann einen ganz geringfügigen Zuwachs und stellen ihr Wachstum früh ein.

Simon schließt aus seinen Versuchen, daß die Regeneration an die Gegenwart von intakten Perikambialzellen gebunden ist. Diese bilden also eine ebenso notwendige formale Bedingung wie die Ernährung. Bei der Intensität des Längenwachstums eines regenerationsfähigen Wurzelteiles kommt es jedoch in erster Reihe auf die Größe der Verbindung durch Pleromelemente der betreffenden Teile mit dem Wurzelkörper an (Versuch 9b) und wie

schon gesagt wurde, läßt sich dies mit der Ernährung in Zusammenhang bringen.

Ein andauerndes Längenwachstum der Wurzel ist von der andauernden Tätigkeit des Vegetationspunktes (der Initialengruppe) abhängig. Bei der Regeneration kommt es in erster Reihe auf die Bildung eines neuen normal funktionsfähigen Vegetationspunktes an. Die Regeneration selbst hängt von der Ernährung ab. Wenn man daher durch Nahrungsmangel den Regenerationsvorgang verzögert, so muß das Wachstum in einem besonders hohen Grade gehemmt erscheinen. Dies ist im Versuch 23 gut zu sehen, wo die Wurzelspitzen schräg von unten angeschnitten und hierauf noch durch einen entweder von derselben oder von der entgegengesetzten Seite etwas höher geführten Quereinschnitt verwundet wurden. Durch den oberhalb des schrägen Einschnittes geführten Quereinschnitt wird die Ernährung des V-förmigen Seitenlappens herabgesetzt und daher auch der Regenerationsvorgang gehemmt. Diese Wurzeln erscheinen tatsächlich auffallend kürzer als jene, welche von entgegengesetzten Seiten angeschnitten wurden.

XV. Die Spezifität der Zellen und Gewebe.

In den meristematischen Teilen der höheren Pflanzen tritt schon sehr früh eine Sonderung in verschiedene Gewebe auf. Es ist bekannt (Nägeli und Leitgeb I, van Tieghem und Douliot I), daß in den meisten Fällen, wo die Organe mit einer Terminalzelle versehen sind, schon die ersten, in den Segmenten erscheinenden Scheidewände in einer strengen Beziehung zu der erwähnten Sonderung der Gewebe stehen. Da wo keine Terminalzellen vorhanden sind, läßt sich häufig schon im Vegetationspunkt eine Sonderung der Initialen feststellen. Es gibt besondere Initialen für das Protoderm (Dermatogen), andere für das Periblem und schließlich auch für das Plerom. Diese Sonderung ist bei verschiedenen Arten in verschiedenem Grade ausgeprägt, auch ist die Lagerung der Initialen recht verschieden (vgl. Haberlandt I). Fast allgemein ist jedoch schon im meristematischen Stadium der Organe eine Sonderung der Gewebe in das Protoderm, die Rinde sowie das System der Rindengewebe anzutreffen. In den Wurzelspitzen, an welchen unsere meisten Versuche angestellt wurden, ist diese Sonderung schon in

ihren jüngsten Zonen scharf ausgeprägt, die Differenzierung der Gewebe nimmt natürlich beim Übergang ins Dauerstadium noch beträchtlich zu.

Es fragt sich nun, ob die schon im meristematischen Stadium vorhandene Differenzierung derart fest ist, daß die Zellen ihren Charakter nicht mehr verändern können. Unter normalen Verhältnissen verändern sie ihn tatsächlich nicht, ob sie dies jedoch nicht tun können, muß experimentell entschieden werden. Es könnte ja sein, daß unter veränderten Verhältnissen die Zellen sich auch anders differenzieren könnten und daß die schon im meristematischen Stadium auftretende Differenzierung der Gewebe reversibel und änderungsfähig ist, kurz daß es im meristematischen Stadium der Pflanzenorgane keine strenge Spezifität der Zellen und Gewebe gibt. Versuche, in welchen bewiesen wird, daß es eine strenge Spezifität der Zellen bei den Pflanzen in manchen Fällen nicht gibt, werden in der Natur durch aecidienbildende Organismen vielfach ausgeführt (Küster I), doch scheint es mir wichtig zu sein, die Sache eingehender in Regenerationsversuchen zu untersuchen, da hier viel einfachere Faktoren in Betracht kommen als bei der Gallenbildung, wo man z. B. mit hypothetischen Wuchsenzymen, mechanischen Faktoren, Wundreizen, spezifischer Entziehung von bestimmten Nährstoffen u. a. rechnen muß.

Die wichtigste Frage, um welche es sich uns da handelt, ist die, ob sich für kein Gewebe des Wurzelmeristems überhaupt bestimmte, unabänderliche, prospektive Eigenschaften nachweisen lassen, oder ob diese wenigstens für ein bestimmtes Gewebesystem und wenigstens in einer bestimmten Richtung möglich ist. Anders gesagt, ob das Meristem der Wurzelspitze ein aequipotentielles System vorstellt (Driesch). Wir dürfen diese Fragen bloß auf Grund von Versuchen beantworten, wo die Wurzel die Möglichkeit hatte, nur eine einzige Wurzelspitze zu regenerieren. Denn sonst kann eine korrelative Beeinflussung seitens einer anderen sich bildenden Spitze die Differenzierungsvorgänge in einem anderen Gewebekomplex einstellen, obzwar z. B. dieser Gewebekomplex einer weitgehenden Differenzierung fähig wäre, wenn er sich ohne Konkurrenz an der Wurzel befände.

Die Epidermis ist auch in ihrem jüngsten Zustande, wo sie sich noch reichlich teilt, nicht fähig, vielleicht zur Bildung des Periblems oder des Pleroms beizutragen. Sie nimmt auch am Regenerationsvorgang selbst keinen Anteil, nach der Verwundung

bleibt sie in ihrem Wachstum stark zurück. Bei der Regeneration wird die neue Epidermis stets aus anderen Geweben, niemals aus den Derivaten des Dermatogens gebildet. Am leichtesten und direkt wird eine neue Epidermis aus den Rindenzellen differenziert und zwar sowohl aus den äußeren als auch aus den inneren Zellschichten des Periblems. Simon hat darauf aufmerksam gemacht, daß bei der direkten Regeneration die äußeren Wände der neuen Epidermis durch die schräg verzogenen Querwände gebildet werden, wogegen bei der partiellen Regeneration auch Längswände die neuen Außenwände der Epidermis abgeben. Bei *Zea Mais* erfahren häufig diejenigen Zellen, welche die neue Epidermis bilden sollen, eben vor dieser Differenzierung Längsteilungen. Bei *Vicia faba* bleiben dieselben meist aus, sodaß die neue Epidermis direkt aus Zellen entsteht, welche Periblemreihen angehören. Das muß ausdrücklich hervorgehoben werden, weil man in den Längsteilungen vielleicht ein Symptom sehen könnte, daß die betreffenden Zellen embryonal, „indifferent" geworden sind, und erst nach Ablauf dieses Embryonalstadiums zu Epidermiszellen geworden sind. Auch die besonders bei *Zea Mais* auftretenden Längsteilungen lassen sich einfach so deuten, daß es eigentlich Querteilungen im Sinne des Verlaufes der neuen Epidermis sind.

Viel schwieriger und nie direkt wird die neue Epidermis aus dem Plerom gebildet. Vergleicht man z. B., zu welcher Zeit sich eine neue Epidermis an dekapitierten und längsgespaltenen Wurzeln differenziert, so ist es nicht zu übersehen, daß dies an der intakten Seite sowie an den Teilen der Wundfläche, wo sich die neue Epidermis aus Periblemzellen differenziert, viel früher geschieht, als im Bereiche des verwundeten Pleroms. Das ist übrigens auch gut an Wurzeln zu sehen, die durch einen Quereinschnitt verwundet wurden, so jedoch, daß eine Wundheilung, keine Bildung einer neuen Spitze hervorgerufen wird. Da bildet sich in den Periblemreihen viel früher eine Epidermis als in dem keilförmigen Gebilde (Fig. 52), welches im Plerom seinen Ursprung nimmt. Außerdem wird die neue Epidermis niemals direkt aus dem Plerom gebildet, sondern sie entsteht als Abschluß der Tätigkeit eines im Plerom sich differenzierenden Meristems, welches mit der Seitenregeneration im Zusammenhang steht. Bei dieser Seitenregeneration werden niemals bloß Plerom und Dermatogenzellen gebildet, sondern auch Periblemzellen. Die Zellen des betreffenden Meristems fungieren also wie völlig indifferente embryonale

Initialen, deren Nachkommen eine verschiedenartige Differentiation erfahren können.

Eine Ausnahme scheint in dieser Beziehung in den älteren Teilen der Wurzel vorzuliegen, wo die Regenerationsfähigkeit schon zu erlöschen beginnt oder erloschen ist. Aber da entsteht an der Wundfläche im Bereiche des Pleroms eigentlich keine neue Epidermis, denn die äußeren Zellen verkorken bloß oberflächlich ohne jegliche spezifische Differenziation, z. B. ohne Bildung der für die *Epidermis* der *Zea*-Wurzeln charakteristischen äußeren Wandverdickung. Bemerkenswert ist der Umstand, daß die Periblemzellen, welche z. B. bei Herstellung der Mittellamellen bloßgelegt werden, auch in Partieen, die fast keine regeneratorische Tätigkeit mehr entfalten, direkt zu typischen Wurzelhaaren auswachsen können (Versuch 9). Ich habe jedoch nie beobachtet, daß in diesen Zonen auch Pleromzellen direkt zu Wurzelhaaren auswachsen könnten.

In jenen Fällen, wo die Wurzeln durch einen hinter dem Transversalmeristem beginnenden Längseinschnitt verwundet wurden, differenziert sich an der Wundfläche eine typische Epidermis; die Zellen, aus welchen sie entstanden ist, sind Nachkommen jenes Meristems, welches unter der Wundfläche zur Differenzierung kam. Die Epidermis ist hier daher nicht direkt entstanden, sondern durch Differenzierung von bestimmten Nachkommen der meristematisch, embryonal gewordenen Zellen des Pleroms. In zahlreichen Fällen kommt es jedoch nicht zu dieser Differenzierung, es erfolgt bloß eine oberflächliche Verkorkung der Pleromzellen. Dagegen wird an den durch die Tätigkeit des Transversalmeristems gebildeten Teilen des Wurzelkörpers eine normale Epidermis gebildet, welche hier also in derselben Weise entsteht, wie in intakten wachsenden Wurzelspitzen; nämlich durch die Tätigkeit des Vegetationspunktes selbst. Wenn dieser neu gebildet werden muß, so läßt sich in einigen Fällen feststellen, daß ein Dermatogen erst von dem Zeitpunkte an erscheint, wo das neu gebildete Transversalmeristem zu fungieren begonnen hat. Auch hier erscheinen daher die Dermatogenzellen an denjenigen Teilen der Wundfläche, welche dem Plerom angehören, als Nachkommen von indifferenten, embryonalen Zellen, für welche man die den Vegetationspunkt zusammensetzenden Initialen wohl halten kann.

Es ist daher nicht zu bezweifeln, daß Epidermiszellen direkt aus meristematischen Rindenzellen, weiter auch indirekt aus Pleromelementen entstehen können. Die Rinde kann sich selbst in aus-

giebigem Maße nur in den allerjüngsten Zonen des Wurzelmeristems ergänzen, in den höher gelegenen Zonen beteiligen sich an der Ergänzung der Rinde nur ihre inneren Zellschichten, der größte Teil der nach Längsspaltungen, Längseinschnitten usw. entstehenden Rindenschichten wird, wie schon hervorgehoben, durch die Tätigkeit eines im Plerom auftretenden Meristems gebildet. Die Produkte dieses Meristems geben Material ab zur Differenzierung des Dermatogens, der Rinde, des Perikambiums und wohl wird auch das Plerom selbst durch dieselben bereichert. Je nach der Tiefe des Einschnittes kann man beliebige Teile des Pleroms zur Entwicklung des besprochenen Meristems anregen, ja man kann dieselbe auf das Perikambium selbst und auf die inneren Periblemschichten beschränken. Das Plerom besitzt daher in seinem meristematischen Zustande die Fähigkeit, durch Vermittlung eines aus seinen Elementen entstehenden Meristems allen Geweben, aus denen die Wurzel besteht, Ursprung zu geben. Außerdem entsteht ausschließlich oder doch zum größten Teile aus seinen Elementen der Vegetationspunkt der neuen Spitze bei der Regeneration.

Es fragt sich nun, ob das Plerom selbst aus anderen differenzierten meristematischen Geweben entstehen kann. Selbstverständlich wird es nicht aus dem Dermatogen gebildet, wir haben ja dieses Gewebe als sehr wenig aktiv und produktionsfähig erkannt. In keinem Versuche ist es uns gelungen, dasselbe zur Teilung in tangentialer Richtung zu bringen, wobei es wenigstens das Periblem bereichert hätte. Desto weniger kann es bei unseren Objekten zur Bereicherung des Pleroms etwas beitragen. Das hat natürlich keine allgemeine Geltung (ich halte mich überhaupt nur an die von mir direkt untersuchten Objekte), denn es können ja in anderen Fällen aus Epidermiszellen ganze Adventivsprosse entstehen. In solchen Fällen werden auch aus Rindenzellen Gefäßbündel differenziert und dies geschieht auch in jenen Wurzeln von *Neottia*, deren Spitze zum Sproßvegetationspunkt wird und an welchen exogene Seitenwurzeln entstehen. Doch hat man es bei *Neottia* mit speziellen Fällen zu tun, welche den Verhältnissen der typischen Sprosse, eventuell auch der Blätter, ziemlich nahe liegen.

Ich konnte keinen einzigen sicheren Fall feststellen, wo sich Pleromelemente aus dem Periblem entwickelt hätten. Das war besonders auffallend da, wo Lamellen oder Lappen hergestellt wurden, welche womöglich wenig oder kein Plerom enthielten, jedoch Perikambialelemente besaßen. Sie zeigen dann einen Anlauf

zur Regeneration, dieselbe kann ziemlich weit fortschreiten, aber das Plerom bleibt auffallend schwach entwickelt, oder der Lappen vermag überhaupt kein ordentliches Plerom zu bilden, obzwar er reichliche meristematische, teilungsfähige Periblemelemente besitzt. Aber durch keine Umstände war es möglich, das Periblem dahin zu bringen, an das Plerom Elemente abzugeben. Das Plerom konnte sich daher unter meinen Versuchsbedingungen nur durch Längsteilung seiner eigenen Elemente sowie der Perikambialzellen ergänzen und an Masse zunehmen. Und auch die Tätigkeit des Perikambiums ist in dieser Beziehung nicht immer festzustellen und seine Fähigkeit, die Elemente des Pleroms zu vermehren, ist sicher nur ziemlich unbedeutend.

Wir haben gesagt, daß sich auch im Periblem ein Teil des Transversalmeristems entwickelt, d. h. aus Periblemelementen können bei der Regeneration Initialen entstehen, welche die Fortsetzung der Periblemreihen bewirken. Dagegen können diese Initialen keine Pleromreihen bilden. Diese können bloß durch die Tätigkeit der aus dem Plerom entstandenen Initialen gebildet werden. Wenn daher ein Gewebestreifen sehr wenig Pleromreihen enthält, so werden nur wenige Initialen differenziert, es werden auch wenig Pleromreihen gebildet. Mit der Zeit können sich jedoch die Initialen durch Längsteilung vermehren, das Plerom kann dadurch mächtiger, an Zellreihen reicher werden. Ein Seitenlappen, welcher bloß Dermatogen- und Periblemelemente enthält, ist absolut nicht regenerationsfähig. Unter keinen Umständen wird in ihm ein Transversalmeristem oder ein Plerom differenziert. Aber es bildet sich nicht einmal ein Dermatogen an seinen Wundflächen.

Die Gesamtmenge der meristematischen Zellen einer Wurzelspitze bildet daher kein streng aequipotentielles System. Das Dermatogen kann weder Periblem- noch Pleromelemente bilden. Das Periblem kann direkt das Dermatogen aus sich differenzieren, nicht jedoch das Plerom. Sich selbst kann es in nennenswertem Maße nur in den jüngsten Zonen ergänzen, in den vom Vegetationspunkt weiter entfernten Partien wird diese Fähigkeit auf seine inneren Zellschichten beschränkt. Das Plerom besitzt die Fähigkeit, ein Meristem zu bilden, dessen Produkte eine neue Epidermis (Dermatogen), Periblem- und Pleromelemente abgeben können. Daneben entsteht in ihm der Initialenkomplex. Das Plerom kann daher embryonale Zellen bilden, die als Initialen fungieren und sämtliche Gewebearten produzieren können. Man könnte sagen, soweit es

sich im meristematischen Stadium befindet, ist es am leichtesten in den embryonalen, indifferenten Zustand zu bringen, indem es alle Gewebearten des Wurzelmeristems zu produzieren vermag. Das Periblem ist derart spezialisiert, daß es unter keinen Bedingungen, unter welchen wir sein Verhalten untersucht haben, zu dem indifferenten Zustand zurückkehren konnte, um vielleicht auch Plerom-zellen zu produzieren. Noch mehr spezialisiert ist das Dermatogen. Für die von uns untersuchten Wurzeln gilt daher keineswegs der Ausspruch „aus allem kann alles werden". Allerdings soll nicht verschwiegen werden, daß wir die Fähigkeiten einzelner meristematischen Gewebe der Wurzelspitze bloß unter normalen äußeren Bedingungen untersucht haben, wobei besonders hervorgehoben werden muß, daß jegliche abnorme äußere stoffliche Einflüsse ausgeschlossen blieben. Unsere Resultate gelten daher nur für normale äußere Bedingungen. Ganz anders kann die Sache z. B. bei der Gallenbildung sein. Da können und in manchen Fällen müssen auch abnorme stoffliche Einflüsse (Wirkung der sog. Wuchsenzyme) angenommen werden, die dann Vorgänge bewirken können, welche zu dem oben angeführten Ausspruch berechtigen (Küster I, p. 299). Andererseits ist zu erwägen, daß bei anderen Arten andere Verhältnisse walten können, doch meine ich, daß die Verhältnisse, welche wir für *Vicia faba, Lupinus, Pisum, Cucurbita, Euphorbia, Ricinus, Allium* feststellen konnten, zu denen sich noch die von Simon untersuchten Pflanzen *(Zea Mais, Helianthus, Philodendron, Anthurium)* gesellen, typisch sind und für die Mehrzahl der Phanerogamen gelten werden. Ein besonderes Interesse hätte in dieser Beziehung die Untersuchung von Wurzeln, deren Vegetationspunkt in einen Stammscheitel übergehen kann, wie das z. B. bei *Neottia nidus avis* so allgemein zu beobachten ist.

Wir haben gesagt, daß das Plerom bei der Seitenregeneration ein Meristem bildet, dessen Produkte dann eine weitere Differenzierung erfahren. Dabei verlieren jene Zellen, welche das Meristem bilden, ihren ursprünglichen Charakter, sie werden plasmareich, kürzer und in radialer Richtung abgeplattet. Sie haben auch ihre ursprüngliche Teilungsrichtung aufgegeben und teilen sich eine Zeit lang vorwiegend in einer Richtung. Diese Umstände berechtigen uns, hier von einem Embryonalwerden der Pleromzellen zu sprechen. Es soll dies einen veränderten Zustand, der in einer in bestimmter Richtung veränderten Tätigkeit der Pleromzellen zu Tage tritt, andeuten. Und die veränderte Tätigkeit zeigt sich

darin, daß die Zellen Produkten Ursprung geben, welche sich nicht bloß als Pleromzellen, sondern auch als Bestandteile anderer Gewebesysteme differenzieren können. Unter normalen Verhältnissen hätten die Pleromzellen wieder bloß Pleromelemente produziert.

Noch ein Gewebe soll hier besprochen werden und zwar dasjenige, welches die Haube zusammensetzt. Dasselbe zeichnet sich bei typischen Wurzeln durch mehrere spezifische Eigenschaften aus. Seine Zellen büßen sehr früh ihre Teilungsfähigkeit ein, sie werden plasmaarm, ihre Membranen verschleimen dann, — wenigstens in einigen ihren Lamellen, — wodurch sie den festen Zusammenhang mit den übrigen Bestandteilen der Haube verlieren. Sie lassen sich durch Verwundung oder durch andere Faktoren nicht mehr zu neuen Teilungen anregen, in keinem Fall wurde beobachtet, daß sie unter irgend welchen Umständen ihren Charakter aufgegeben und verändert hätten. Die Haubenzellen haben manche Ähnlichkeit mit den hypertrophierten Zellen, welche ohne weitere Teilungen aufzuweisen, häufig an Wundflächen, auch an Stengeln und Blättern entstehen. Ein Teil der die Haube von typischen Wurzeln zusammensetzenden Zellen besitzt jedoch äußerst charakteristische Eigenschaften, die im Besitze von leicht beweglichen Stärkekörnern event. auch Kernen bestehen. Wenn wir nun fragen, welche Gewebearten des Wurzelmeristems zu Bestandteilen von Hauben sich umändern können, so müssen wir zwischen einfachen hypertrophierten Zellen von callusartigem Charakter und zwischen solchen, welche bewegliche Stärke enthalten, unterscheiden.

Die hypertrophierten, callusartigen Zellen können aus allen Gewebesystemen des Wurzelkörpers entstehen. Diejenigen Zellen der Haube, welche leicht bewegliche Stärke enthalten, entstehen jedoch nie aus Dermatogenzellen, leicht jedoch aus Periblem- und Pleromzellen, wobei besonders leicht junge Periblemzellen direkt zu Statocyten werden können. An Wurzeln, die durch schräg geführte Schnitte dekapitiert oder von unten angeschnitten wurden, werden die meisten Periblemzellen der regenerierenden Spitze oder des Seitenlappens direkt zu Statocyten umgeändert. Der ganze Statocytenkomplex kommt dadurch nicht unter das Zentrum des neuen Transversalmeristems zu liegen, sondern stark exzentrisch. Überhaupt kann man durch passend geführte Einschnitte beliebige Teile des Wurzelmeristems zur Umänderung in Statocytenkomplexe zwingen, wobei natürlich das Dermatogen ausgeschlossen bleibt. Und wie wir gesehen haben, kann ein solcher Komplex nicht nur

an Wundflächen, sondern auch interkalar, an intakten Teilen der Wurzel und zwischen intakten Zonen entstehen.

Es muß hier noch der Milchröhren gedacht werden, welche, wie wir gesehen haben, bis direkt in die Initialengruppe reichen und gleichmäßig mit der Wurzelspitze wachsen. Bei diesen Zellen handelt es sich um Elemente, welche eigentlich, sobald die Pflanze aus dem embryonalen Stadium austritt, den Charakter von Dauerelementen annehmen, obzwar sie eines andauernden Wachstums fähig sind und ihre Kerne sich andauernd vermehren können. Man könnte sie auch mit einer Siphonee vergleichen, welche ebenfalls andauernd wachsende Zonen und andere schon ausgewachsene Teile besitzt. Doch haben mich Regenerationsvorgänge gelehrt, daß sich die Milchröhren auch in ihren embryonalen Teilen dadurch von wirklichen meristematischen Zellen unterscheiden, daß sie streng spezialisiert sind, also z. B. unter den gegebenen Verhältnissen keiner Zellteilung fähig sind und daher auch nicht indifferenten Zellen Ursprung geben können. Dies ließ sich nicht a priori erwarten, da es immerhin möglich war, daß sie durch die Verwundung zur Zellteilung (Furchung) und Bildung von indifferenten, embryonalen Zellen angeregt werden könnten. Das wurde jedoch nicht beobachtet. Dagegen ließ sich eine Umwandlung von einzelnen meristematischen Zellen zu Milchröhreninitialen feststellen. Dieselbe wurde sowohl im Plerom als auch im Periblem beobachtet, ob jedoch Zellen in allen Schichten dieser Gewebekomplexe zu einer solchen Umwandlung fähig sind, kann ich nicht angeben. Den Anlaß zu dieser Spezialisation gibt das Fehlen der Milchröhren an bestimmten Stellen des Regenerats und offenbar ist dieselbe auch bei den neu entstehenden Milchröhren nicht reversibel.

XVI. Das Schicksal der ursprünglichen Wurzelspitzen.

In jenen Versuchen, wo die Wurzel angeschnitten wird, wodurch die Bildung einer neuen Spitze veranlaßt wurde, wird sehr häufig die ursprüngliche Spitze aus dem weiteren Entwicklungsgange ausgeschieden und abgestoßen. Ja es bildet sich in einigen Fällen (vgl. Fig. 42, 80) eine besondere Trennungsschicht, welche die Abstreifung der ursprünglichen Spitze erleichtert, besonders wenn

die Wurzel in einem festen Substrat wächst. Offenbar ist das ein analoger Fall, wie wenn Internodienstumpfe, Blattstiele, denen die Lamina genommen wurde, unbefruchtet gebliebene Blüten usw. von der Pflanze abgestoßen werden.

Aber in dem Fall, wo die ursprüngliche Spitze abgestoßen wird, liegt darum ein gewissermaßen unerwarteter Vorgang vor, weil die Spitzen in zahlreichen Fällen noch in genügend starker Verbindung mit dem Wurzelkörper stehen und dennoch ihr Weiterwachstum einstellen. Denn in zahlreichen Fällen lassen sie sich bis zu einer bestimmten Zeit durch das Abschneiden der neuen Spitze zum neuen Wachstum anregen. Wir haben diese Erscheinung und die möglichen Ursachen, welche das Weiterwachstum der ursprünglichen Wurzeln herbeiführen, schon diskutiert. Die ursprünglichen Spitzen krümmen sich aktiv zur Seite, es wurde mehrmals hervorgehoben, daß diese Krümmung nicht durch das Hervorwachsen der neuen Spitze zu stande kommt. Sie verlieren ihre Stärke aus der Haube, obzwar sie noch in genügend starker Verbindung mit dem Wurzelkörper stehen. Ihre Zellen werden plasmaarm und stellen die Teilungen allmählich ein. Das alles wurde eben eingehend behandelt. Hier will ich nur noch die Erscheinung besprechen, daß die ursprünglichen Spitzen hierauf beträchtlich dünner werden, gewissermaßen schrumpfen. Diese Erscheinung ist, wie aus dem Versuch hervorgeht, mit dem Sinken des Turgors in den Zellen der ursprünglichen Spitzen verbunden. Die Bestimmung des Turgors wurde nach Pfeffers (II) Methode vorgenommen. Es wurde nämlich die Konzentration der plasmolysierenden Flüssigkeit bestimmt, wo eben keine Kontraktion der Wurzelspitzen mehr stattfindet.

Aus den im Versuch 11 angeführten Tabellen ist ersichtlich, daß der Turgor der ursprünglichen Spitzen, nachdem sie ihr Wachstum eingestellt hatten, bedeutend sinkt; er steht ja zwischen 2,5—3 % KNO_3, bei wachsenden Wurzelspitzen jedoch zwischen 3,5—4 %. Die Größe der relativen Verkürzung der ursprünglichen Spitzen im Vergleiche mit den neuen zeigt eine so große Verschiedenheit, daß aus ihr keine sicheren Schlüsse zu ziehen sind.

In den ursprünglichen, nicht mehr wachsenden Spitzen sinkt also der Turgor ähnlich wie das in den dem Dauerzustande sich nähernden Zonen einer normalen Wurzelspitze der Fall ist. Die Zellmembranen werden weniger gedehnt und der Umfang der ganzen Zelle nimmt ab, wenn sich die Membranen unterdessen

nicht in ihren Eigenschaften verändert haben. Ich meine, daß dies die einfachste Erklärung der Tatsache ist, daß der Umfang der ursprünglichen Wurzelspitzen, welche ihr Wachstum eingestellt haben, abnimmt. Ihre Membranen hören auf zu wachsen, verändern jedoch sonst ihre Eigenschaften nicht, der Turgor ihrer Zellen sinkt, die elastischen Membranen werden weniger gedehnt und die Zellen werden kleiner.

Wenn man solche Wurzelspitzen zu neuem Wachstum anregt, so werden die neu zugewachsenen Teile nicht dicker, sondern bleiben etwa so dünn, wie die Spitze nach dem Einstellen ihres Wachstums war. Dabei kann die Spitze aus eben so vielen Zellschichten bestehen, wie sie ursprünglich bestanden hat. Dieselben müssen daher dünner sein. Wie man diese Erscheinung erklären könnte, weiß ich nicht.

XVII. Die Neubildung der Wurzelspitzen an angeschnittenen Wurzeln vom teleologischen Standpunkte aus betrachtet.

Die Fähigkeit, eine neue Spitze nach dem Absterben oder der Dekapitation der ursprünglichen Wurzelspitze auszubilden, ist für die Pflanze unzweifelhaft sehr vorteilhaft und nützlich. Denn die Wurzeln, welche meist im Boden wachsen und zwischen festen Partikeln sich vorschieben müssen, können an ihrer Spitze leicht verletzt werden oder dieselbe verlieren, trotzdem dieselbe von der Wurzelhaube bedeckt und durch dieselbe geschützt wird. Ebenso wie das Vorhandensein der Wurzelspitze, kann auch die Regenerationsfähigkeit als eine Anpassungserscheinung aufgefaßt werden (vgl. Weismann I, p. 1). Wenn ein Regenerationsvorgang in diesem Sinne gedeutet wird, so muß das nicht für alle gelten. In anderen Fällen kann es sich um Vorgänge handeln, welche als notwendige Nebenerscheinungen oder als notwendige Folgen gewisser Eingriffe unter Umständen zu stande kommen, die in der Natur wohl kaum jemals realisiert werden (Vöchting II). Derartige Vorgänge müssen dann nicht das Gepräge von Anpassungserscheinungen haben. Sie können einen von den vielen möglichen formativen Vorgängen vorstellen, die durch äußere Faktoren ausgelöst werden können,

von denen jedoch in der Natur (d. h. unter den natürlichen Vegetationsbedingungen der betreffenden Pflanzenart) eine relativ geringe Zahl realisiert wird.

Es ist kaum denkbar, daß in der Natur Verwundungen durch so scharfe und begrenzte Schnitte jemals vorkommen, wie in unseren Versuchen. In dieser Beziehung stellen die Bedingungen, in welche die Wurzeln nach unseren verschiedenen Verwundungen geraten, sicher etwas ganz neues, in der Natur nicht Dagewesenes vor. Zwar ist es möglich und wahrscheinlich, daß in der Natur durch feste und scharfkantige Partikelchen, die sich seitlich in die Wurzelspitzen einpressen, die Wurzel an ihren Flanken verwundet werden kann und daß z. B. die oberen Wundflächen ähnlich wie in unseren Versuchen ausfallen können. Der Unterschied wird darin bestehen, daß die untere Wundfläche mit der oberen in der Natur nicht parallel und ihr so nahe liegen wird. Daher wird auch in der Natur unter solchen Umständen, wenn die Wunde tief ist, eine bloße Heilung und Vernarbung der Wunde nicht möglich sein, sie wäre auch kaum vorteilhaft, denn eine Neubildung der Spitze wird wohl mit demselben Energie- und Materialaufwand verbunden sein, wie eine bloße Vernarbung. Viel häufiger werden in der Natur oberflächliche, nicht tief reichende Verwundungen vorkommen können, bei welchen eine bloße Heilung oder Vernarbung vorteilhaft erscheint. Wir haben gesehen, daß diese Heilung vollkommen sein kann, ohne daß die beiden Wundflächen in ihrer ganzen Ausdehnung verwachsen, die Heilung wird in erster Reihe mit Hilfe des keilförmigen Gebildes zu stande gebracht. Es ist nicht zu verkennen, daß es ebenfalls vorteilhaft wäre, wenn die Wurzel auf einen tief geführten Einschnitt durch teilweise Verwachsung der beiden Wundflächen und die Bildung eines mächtigen keilförmigen Gebildes reagieren würde. Denn dies könnte bei der Nähe der beiden Wundflächen und ihrem parallelen Verlauf sehr leicht geschehen und es wäre so am frühesten und mit geringstem Material- und Energieaufwand der normale Zustand hergestellt. Statt dessen sehen wir, daß sich die beiden Wundflächen infolge der Krümmung der alten Spitze von einander entfernen, das keilförmige Gebilde bleibt viel geringer als bei oberflächlichen Verwundungen, und es wird eine ganz neue Spitze angelegt. Diese ersetzt in einigen Fällen die alte Spitze, welche allmählich abgestoßen wird, womit sicher ein ziemlich großer Materialverlust verbunden ist, außerdem wird während der Bildung einer neuen Spitze das Wachstum der

Wurzel sehr verlangsamt, was natürlich auch für die Pflanze nachteilig ist. Und wenn auch die alte Spitze wieder ihr Wachstum aufnimmt und die neue dasselbe nach einer bestimmten Zeit einstellt, so ist in der Bildung der neuen Spitze nichts zweckmäßiges zu sehen, vielmehr liegt hier ein unnützer Energie- und Materialaufwand vor; eine einfache Wundheilung oder Vernarbung wäre hier viel besser am Platze. Wächst die neue Wurzelspitze gleich stark wie die alte, so ist das ebenfalls Materialverschwendung.

Die Neubildung der Wurzel erscheint daher in unseren meisten Versuchen als nicht zweckmäßig. Auch wenn man der Wurzel das Verwachsen der beiden Wundflächen erleichtert, indem man die Seitwärtsbewegung der alten Spitze mechanisch verhindert, tritt eine Neubildung der Spitze ein. Das alles führt uns zum Schlusse, daß die Wurzeln bloß unter natürlichen Bedingungen, d. h. unter solchen, an welche sie angepaßt sind, zweckmäßig auf Verwundungen reagieren, daß sie hingegen unter Umständen, welche in der Natur wohl ausgeschlossen sind, unzweckmäßige Vorgänge aufweisen. Eine primäre Zweckmäßigkeit als Grundzeichen der Reaktionsfähigkeit der lebenden Substanz auf beliebige äußere Faktoren kann nicht angenommen werden. Für unseren Fall können wir behaupten, daß die Reaktionsfähigkeit der Pflanze bloß relativ zweckmäßig ist. Die Wurzeln reagieren zweckmäßig auf Verwundungen, welche unter natürlichen Bedingungen vorkommen können, auf ganz „neue“ Verwundungsarten, wo viel zweckmäßigere Reaktionen denkbar sind, reagieren sie im ganzen in derselben Weise, wie auf die vorigen.

Unzweckmäßig erscheint es übrigens auch, daß die gespaltenen Wurzeln eine Seitenregeneration an beiden Hälften aufweisen, und daß beide Wurzelhälften gleich stark wachsen können, weiter auch die Erscheinung, daß ein tiefer oder zwei seichtere Längseinschnitte eine Gabelung der Wurzelspitze bewirken können. Eine Wurzelspitze würde in diesen Fällen genügen, es wäre daher das Verwachsen der beiden Wundhälften zweckmäßiger und mit weniger Materialaufwand verbunden. Wenn man nun bedenkt, daß diese Wurzelhälften nach seitlichen Einschnitten wieder neue Spitzen bilden können, daß also die Gabelung mehrmals nacheinander durch passende Verwundungen bewirkt werden kann, so muß man auch dies für einen unzweckmäßigen Vorgang erklären.

Denn sowohl die nach einer Längsspaltung einer Keimwurzel als auch durch seitliche Einschnitte entstandenen Wurzelspitzen wachsen nach Vorübergang der traumatischen Nutationen orthotrop,

positiv geotropisch weiter, und da sie neben einander oder einander beträchtlich genähert wachsen, so hat eine solche Vermehrung der Wurzeln eine ganz geringe Bedeutung für die Pflanze. Anders wäre es, wenn ein Wurzelast orthotrop wäre, die übrigen jedoch plagiotrop, so daß sie sich von der orthotropen Wurzel entfernen und das Substrat in größerem Umkreise ausbeuten könnten. Außerdem verlängern sich die Wurzeläste langsamer als eine nicht gegabelte Wurzel, sie erreichen daher nicht so schnell die erforderliche Tiefe im Substrate wie unter normalen Bedingungen; wenn dann von zwei oder mehr in nächster Nähe parallel wachsenden Wurzeln Seitenwurzeln gebildet werden, so werden zahlreiche von denselben unnütz sein oder sie werden weniger Nährsalze aufnehmen können als unter normalen Bedingungen, wo die Seitenwurzeln ziemlich regelmäßig und diffus im Substrate um die Hauptwurzel herum verteilt werden.

Wenn die Wurzelspitze genau median gespalten wird, worauf sich zwei gleich starke Wurzelspitzen bilden, so ist der Pflanze keine Möglichkeit gegeben, eine von diesen Spitzen zum weiteren Wachstum zu wählen und die andere verkümmern zu lassen. Ebenso wenn durch einen seitlichen Einschnitt die Bildung von einer ebenso wachstumsfähigen neuen Wurzelspitze veranlaßt wird, wie die alte ist. Auch da könnte eine Wurzelspitze nur nach einer vernünftigen Erwägung, die man doch einer Pflanze nicht zusprechen kann, in ihrem Wachstum gehemmt werden.

Wenn man schon mit der Tatsache rechnet, daß eine Wurzel nach entsprechenden Verwundungen neue Spitzen bildet, so erscheint es zweckmäßig, daß die Pflanze die Fähigkeit besitzt, das Weiterwachsen einzelner Wurzelspitzen einzustellen, wenn zwischen denselben irgend welche Unterschiede zu Gunsten einer Spitze vorhanden sind. Doch ist die diesbezügliche Unterschiedsempfindlichkeit bei den Wurzeln nicht besonders fein ausgebildet. Denn das Wachstum der schwächeren Wurzelspitzen wird selten sofort nach ihrer Anlage eingestellt, meist wachsen sie noch eine ziemlich lange Zeit und stellen ihr Wachstum sehr langsam ein. Eine gewisse Ähnlichkeit mit der Erscheinung, daß kleine Unterschiede in der Beschaffenheit einzelner Wurzelspitzen derartig wirken, daß schließlich nur eine einzige wächst, hat die Tatsache, daß bei Wurzeln, welche dekapitiert und durch eine ins Plerom gestoßene Glasnadel versehen werden, der bei der Regeneration entstandene Ringwall leicht ein einseitig stärkeres Wachstum aufweist, wobei

die übrigen Teile allmählich zurückbleiben, so daß schließlich eine einheitliche Wurzelspitze ohne Verwachsen des Ringwalls entsteht. Sie besitzt zwar anfangs eine atypische Form, da sie nicht radiär ist, aber allmählich wird sie dennoch radiär.

Es ist bemerkenswert, daß unter so verschiedenen Bedingungen schließlich typische Wurzelspitzen resultieren. Das ist tatsächlich als zweckmäßig zu bezeichnen, denn wenn überhaupt Regenerationsvorgänge ausgelöst werden, so sind jene noch am ehesten zweckmäßig, welche zur Bildung von normalen, typischen Wurzelspitzen führen. Aber diese Erscheinung ist nicht auf die Wirkung eines bestimmten, festen, in der Pflanze bestehenden Faktors zurückzuführen, denn es läßt sich nachweisen, daß das Resultat der Regenerationsvorgänge dennoch von äußeren Bedingungen, wie z. B. der Art und Weise der Verwundung, abhängig ist, so daß in einigen Fällen eine Wurzelspitze von abnormer Form resultiert.

Es erübrigt noch die Frage zu diskutieren, ob es mit irgend welchem Vorteil für die Wurzel verbunden ist, daß bei der Vermittelung der korrelativen Beziehungen zwischen der Wurzelspitze und dem Wurzelmeristem dem Perikambium eine so hervorragende Bedeutung zukommt. Ich meine, daß dem wirklich so ist. Unter natürlichen Bedingungen ist das Wurzelperiblem ziemlich leicht und häufig verschiedenartigen Verwundungen ausgesetzt und wenn schon eine Verwundung des Periblems selbst eine Regeneration auslösen sollte, so müßte die Wurzel allzu häufig regenerieren. Mit jeder Regeneration ist jedoch, wie wir gesehen haben, eine starke Wachstumshemmung verbunden, und solche häufige Wachstumsstörungen wären für die Funktion der Wurzel sicher nachteilig. Außerdem fungiert die Rinde häufig nur in einer zeitlich beschränkten Periode, so daß eine lokale Desorganisation und Unterbrechung der Rinde für die Wurzel von keinem nennenswerten Nachteil sein kann. Viel wichtiger erscheint die Erhaltung der Kontinuität des Pleroms und des aus ihm sich differenzierenden Gefäßbündelsystems. Wird diese unterbrochen, so geht damit für die Pflanze der ganze unter der Unterbrechung liegende Teil der Wurzel verloren. Denn die typische Wurzel ist ein Absorptionsorgan, die Substanzen, welche sie absorbiert, werden im Zentralstrang geleitet, durch dieses werden andererseits der Wurzelspitze die nötigen Bau- und Betriebsstoffe zugeführt. Wird der Zentralstrang oder seine meristematische Anlage, das Plerom, durchschnitten, so wäre es am zweckmäßigsten, wenn die Wunde geheilt

werden könnte, d. h. wenn die Wundflächen verwachsen würden, wodurch die unterbrochene Kontinuität wieder hergestellt wäre. Und wenn dies nicht möglich ist, so ist es am zweckmäßigsten, wenn oberhalb der Unterbrechung, so weit dieselbe im meristematischen Teile der Wurzel geschah, eine neue Spitze gebildet wird. Warum wird jedoch die Regeneration nicht durch die Unterbrechung des Pleroms selbst, sondern des Perikambiums ausgelöst? Denn weil das Perikambium bei dieser Auslösung entscheidend ist, so kann die Wurzel gewissermaßen getäuscht werden. Man kann ja eine Regeneration auslösen, ohne daß das Plerom fast verwundet wird (wir haben dennoch gesehen, daß es möglich ist, daß eine gewisse Verwundung des Pleroms eine formale Bedingung der Regeneration bildet). Das ist nicht zweckmäßig, doch ist auch hier anzunehmen, daß in der Natur eine Verwundung durch einen Ringelschnitt oder durch zwei in gleicher Höhe geführte Einschnitte kaum vorkommen, sondern daß in der Natur unter Bedingungen, wo mehr als die Hälfte der Perikambialreihen durchschnitten wird, auch mehr als die Hälfte der Pleromreihen unterbrochen wird. Außerdem ist es vom Standpunkte der Arbeitsteilung begreiflich, wenn das Perikambium zur Vermittelung der korrelativen Beziehungen spezialisiert ist. Erstens dient wohl das Plerom schon in seinem meristematischen Zustande in bevorzugter Weise der Stoffleitung, sodaß es einseitig spezialisiert ist. Mit dieser Spezialisation könnte es zusammenhängen, daß es nicht der Vermittelung der korrelativen Beziehungen dienen kann. Das Perikambium ist dagegen offenbar als ein Bildungsgewebe spezialisiert, welches sehr leicht meristematischen Bildungen Ursprung geben kann. Nicht nur, daß in demselben Seitenwurzeln entstehen, sondern auch bei dem Regenerationsvorgang selbst kommt ihm, wie wir in Übereinstimmung mit Simons Resultaten feststellen konnten, eine große Bedeutung zu. Es ist daher leicht begreiflich, wenn es gleichzeitig mit diesen Eigenschaften auch die Fähigkeit angenommen hat, korrelative Beziehungen zu vermitteln, durch deren genügend starke Unterbrechung Regenerationsvorgänge ausgelöst werden.

Überblicken wir die Resultate unserer Betrachtung der Regenerationserscheinungen an der Wurzel vom teleologischen Standpunkte, so müssen wir besonders hervorheben, daß uns manche Vorgänge unzweckmäßig erschienen sind. Es sind dies alle jene Vorgänge, von denen mit größter Wahrscheinlichkeit angenommen

werden kann, daß sie unter natürlichen Bedingungen, ohne Eingreifen der menschlichen Hand kaum jemals ausgelöst werden. Hingegen haben wir jene Regenerationserscheinungen für zweckmäßig erklären können, welche wohl auch unter natürlichen Bedingungen ausgelöst werden können. Es kann keineswegs behauptet werden, daß alle regenerativen Reaktionen der Pflanzen zweckmäßig sind. Nur einige sind es und zwar eben jene, welche auch unter natürlichen Bedingungen ausgelöst werden können. Werden die Wurzeln Bedingungen ausgesetzt, denen sie nicht „angepaßt" sind, d. h. welche für dieselben ganz neu, „ungewohnt" sind, so können sie verschiedene unzweckmäßige Vorgänge aufweisen. Eine primäre, allgemein gültige Zweckmässigkeit unter allen Bedingungen läßt sich daher nicht annehmen.

Dieser Tatsache muß jede Theorie vom Ursprung der Zweckmäßigkeit bei den Organismen Rechnung tragen. Wollte man den Organismen eine primäre Fähigkeit, auf äußere Bedingungen zweckmäßig zu reagieren, zuschreiben (was ohne Voraussetzung einer gewissen praestabilierten Harmonie oder von psychischen Faktoren, wie Detto (I) plausibel gemacht hat, kaum möglich ist), so darf man diese Fähigkeit nicht auf alle Bedingungen und nicht auf alle Reaktionen verbreiten. Und dadurch wird schon die Frage berechtigt, ob die verschiedenen Lebensvorgänge und speziell die verschiedenen Reaktionen nicht erst sekundär und bloß relativ (d. h. nur unter ganz bestimmten Bedingungen) zweckmäßig erscheinen.

Was speziell die Regenerationsvorgänge betrifft, so meine ich, daß Vöchtings (II, 153 f) Ansicht, daß jeder isolierter Teil des Pflanzenkörpers die Fähigkeit oder wenigstens die Tendenz zeigt, sich zu einem ganzen zu ergänzen, wohl begründet ist. Ich möchte das so ausdrücken, daß in jedem Pflanzenteile von bestimmter Zusammensetzung und von bestimmtem Alter Regenerations- und Ergänzungsvorgänge durch bestimmte äußere Faktoren ausgelöst werden können. Da diese Vorgänge nur in einzelnen Fällen und nur unter bestimmten Bedingungen zweckmäßig erscheinen (vgl. auch Vöchting II, p. 154), so kann man sie als derzeit nicht weiter erklärbare Grundeigenschaften der lebendigen Substanz auffassen. Denn es bedarf keiner weiteren Begründung, daß der lebendigen Substanz Eigenschaften zukommen können, welche als notwendige Folgen ihrer chemisch-physikalischen und strukturellen Eigenschaften vorhanden sind und welche vorderhand gar nicht zweckmäßig sein

müssen. Sie können jedoch zufällig, unter bestimmten äußeren Bedingungen sich als zweckmäßig erweisen und uns ohne sekundäre Steigerung oder Veränderung so erscheinen. Ihre wahre Bedeutung wird jedoch klar, wenn dieselben Erscheinungen auch unter anderen Bedingungen erscheinen, wo sie völlig zwecklos, ja nachteilig sind. Man muß dann erstens fragen, ob und wie das Reaktionsvermögen entstanden ist, und diese Frage fällt mit jener zusammen, wie die chemisch-physikalischen, strukturellen und eventuell noch anderen Eigenschaften der Organismen zu Stande gekommen sind. Die zweite Frage heißt dann, wo der Ursprung der Erscheinung liegt, daß die Pflanzen eben unter natürlichen, „gewohnten" Bedingungen meist zweckmäßig reagieren, also die Frage nach der Ökonogenesis (Detto I, p. 29 f.). Die Entscheidung wird heute wohl subjektiv ausfallen, mir scheint, (wenn man sich überhaupt mit Entwicklungsproblemen befassen will), der Darwinismus s. str. immer noch jene Hypothese zu sein, welche die wenigsten Voraussetzungen zu machen genötigt ist, daher am einfachsten ist. Natürlich nur in jener Fassung, daß die natürliche Auslese nichts neues schafft, sondern bloß das Unzweckmäßige und Nachteilige ausmerzt. Diese Auslese bezieht sich natürlich bloß auf Reaktionen, welche unter natürlichen Bedingungen ausgelöst werden, die daher unter Bedingungen, denen sie nicht angepaßt sind, völlig zwecklos oder sogar nachteilig erscheinen können.

XVIII. Die Entwicklung und die Eigenschaften der Statocyten.

In allen Versuchen haben wir gesehen, daß der Bildung einer neuen Wurzelspitze die Entwicklung eines Statocytenkomplexes vorausgeht, und es gilt dies auch für solche Fälle, wo die angelegte Spitze bald ihr Weiterwachstum aufgibt. Der Statocytenkomplex wird in der provisorischen Wurzelhaube gebildet, deren Zellen eigentlich eine callusartige Bildung vorstellen. In der Tat besteht zwischen einer Callushypertrophie, welche an oberflächlichen Wundflächen entsteht, die zu keiner Neubildung Anlaß geben, und einer provisorischen Wurzelhaube anfänglich kein merklicher Unterschied. Zellen, welche später zu Statocyten werden, hören auf sich zu

teilen, ihr Plasmagehalt nimmt ab, der Kern wird kleiner, die Zelle wächst bis zu einem bestimmten Grad. Hierauf erscheinen in derselben winzige Stärkekörner, welche zunächst um den Kern herum, der meist einer der Längswände anliegt, angehäuft sind. Weder der Kern, noch die Stärkekörner zeigen zu dieser Zeit eine Beweglichkeit im Sinne der Schwerkraftrichtung. Sodann sinken die inzwischen größer gewordenen Stärkekörner an die physikalisch unteren Zellwände. In diesem Stadium erscheinen dann oberhalb der beweglichen Stärke in den Statocyten Plasmaansammlungen, welche meist einer der Seitenwände anliegen, in den zentral gelegenen Zellen des Statocytenkomplexes jedoch keine Beziehungen zu den Längswänden aufweisen müssen, da sie hier frei oberhalb der Stärke gelagert sind. Hierauf sinkt auch der Zellkern in die physikalisch unteren Teile der Zellen und legt sich der Stärke an. Die Stärkekörner mehren sich und wachsen, gleichzeitig mit der Vermehrung der Stärkemenge verschwinden die Plasmaansammlungen. Das ist der fertige, typische Zustand der Statocyten. In Wurzelspitzen, welche ihr Wachstum einstellen, beobachtet man bis zu einem bestimmten Grade einen umgekehrten Vorgang. Die Stärkemenge vermindert sich, an ihrer Gruppe erscheinen Plasmaansammlungen. In dem Falle, wo die Wurzelspitze sehr früh ihr Wachstum einstellt (z. B. nach tieferen Einschnitten) wurden derartige Plasmaansammlungen nicht beobachtet, es ist jedoch möglich, daß dies darin seinen Grund hat, daß das Stadium, in welchem sie vorhanden sind, zu kurz andauert, so daß wenig Wahrscheinlichkeit ist, dasselbe an Präparaten eben anzutreffen. Denn auch sonst läßt sich beobachten, daß im weiteren Vorgange in den aus dem Weiterwachstum ausgeschalteten Hauben die Plasmaansammlungen verschwinden. Zuweilen sind sie noch in Statocyten zu beobachten, welche keine Stärke mehr enthalten.

Es ist zu bemerken, daß in einem Falle bei der Bildung einer neuen Wurzelspitze in den Zellen der provisorischen Haube deutliche Plasmaansammlungen zu beobachten waren, wo sich erst eine ganz geringe Anzahl der noch ziemlich kleinen Stärkekörner in den unteren Teilen der Zellen angesammelt haben. Es ist somit zu schließen, daß Bedingungen, welche die Beweglichkeit der Stärkekörner beeinflussen, etwa gleichzeitig mit jenen erscheinen, welche die Bildung der Plasmaansammlungen bedingen. Nichts davon kommt in gewöhnlichen Calluszellen zum Vorschein. Zwar wird auch hier nicht selten Stärke in den Zellen abgelagert, die-

selbe erscheint jedoch nicht beweglich, auch ist von Plasmaansammlungen nichts zu beobachten. Der Kern führt ebenfalls in Folge der Schwerkraftwirkung keine Bewegungen aus.

Dies zwingt mich zur Annahme, daß die Zellen, welche zu Statocyten werden sollen, ganz bestimmte spezifische Eigenschaften annehmen, welche im gewöhnlichen Callusgewebe nicht erscheinen. Die betreffenden Eigenschaften sind nicht einfache Folge von Übernährung, denn an schräg von oben nach unten geführten Einschnitten können ebenfalls Zellen von callusartiger Beschaffenheit erscheinen, in welchen sich Stärkekörner in ebensolcher Menge ablagern, sie werden also in ähnlicher Weise ernährt wie die Zellen der provisorischen Wurzelhaube, und doch werden die Stärkekörner und die Kerne nicht beweglich, es erscheinen keine Plasmaansammlungen. Hingegen stehen die erwähnten Eigenschaften in den Fällen, wo es sich um typische, geotropische Wurzeln handelt, in deutlichem Zusammenhang mit der Ausbildung einer neuen, geotropischen Wurzelspitze. In allen Fällen ging die Differenzierung des Statocytenkomplexes der Anlage einer neuen Wurzelspitze voraus. Die Natur dieses Zusammenhanges muß näher präzisiert werden.

Es ist nicht zu bezweifeln, daß auch Wurzeln regenerieren können, welche keine Statocyten besitzen. Die Differenzierung von Statocyten und die Neubildung einer Spitze sind also nicht Prozesse, die überall notwendig und vielleicht kausal verknüpft sein müßten. Es muß dem also nicht auch bei typischen geotropischen Wurzeln, mit welchen wir meist experimentiert haben, so sein. Zwar könnte aus dem Umstande, daß bei typischen Wurzeln die Differenzierung des Statocytenkomplexes der regenerativen Neubildung einer Spitze immer vorausgeht, geschlossen werden, daß hier ein kausaler Zusammenhang besteht, derart, daß durch die Verwundung zunächst die Bildung eines Callus mit einem Statocytenkomplexe ausgelöst wird, und daß dieser Callus dann die Bildung eines neuen Vegetationspunktes anregt. Hingegen könnte es auch sein, daß jene Umstände, welche die Entwicklung eines Statocytenkomplexes auslösen, unabhängig auch die regenerative Bildung einer Wurzelspitze veranlassen. Diese Auffassung scheint darum wahrscheinlicher zu sein, weil in anderen Fällen Regeneration der Wurzelspitze ohne Statocytenbildung vor sich geht, weiter weil die Verwundung, welche eine Regeneration auslöst, noch andere Erscheinungen verursacht, welche sicher mit der Regeneration nichts gemeinsames haben, so z. B.

Plasmaströmungen, bestimmt orientierte Kernbewegungen, Veränderungen im Stoffwechsel usw. Es könnte sich um eine ähnliche Erscheinung bei der Differenziation der Statocyten handeln.

Immerhin ist es auffallend, daß bei typischen Wurzeln die Differenzierung des Statocytenkomplexes der regenerativen Neubildung einer Wurzelspitze immer vorangeht. Man könnte daher annehmen, daß hier derselbe Umstand, welcher die Bildung einer neuen Spitze auslöst, auch die Differenziation eines Statocytenkomplexes veranlaßt. Die beiden Vorgänge erscheinen als untrennbar, obzwar angeführt werden muß, daß denselben zeitlich ein bestimmter Grad von gegenseitiger Selbständigkeit zukommt. So beobachtet man, daß die regenerative Bildung einer neuen Spitze nach Quereinschnitten (wenn man als Endstadium der Regeneration die Differenzierung des Transversalmeristems nimmt und die weiteren Vorgänge als bloße Ausgliederung der schon angelegten neuen Spitze betrachtet) und schräg von unten geführten Einschnitten ungefähr gleich schnell verläuft. Hingegen treten in den schräg angeschnittenen Wurzeln deutlich differenzierte Statocyten um einige Stunden früher auf, als in den quer angeschnittenen. Offenbar wird in jenen Wurzeln die Differenzierung der Statocyten durch irgend welche Umstände begünstigt, welche auf den Verlauf der Regeneration selbst keinen Einfluß haben.

Daß die Differenzierung des Statocytenkomplexes nicht eine notwendige Begleiterscheinung der Neubildung der Spitze ist, erhellt daraus, daß sie zu einer Zeit stattfindet, wo noch keine einzige Teilung vor sich gegangen ist, welche in einer direkten Beziehung zur Regeneration stände. Sie könnte jedoch eine notwendige Begleiterscheinung jener Prozesse sein, welche die Regenerationsprozesse einleiten, und es könnte sein, daß derselben als solchen keine weitere Bedeutung für das Leben der Wurzel zukommt. Aber das ist nicht wahrscheinlich, denn wie schon hervorgehoben wurde, werden sicher auch Wurzelspitzen regeneriert, ohne daß etwas von den für die Statocyten charakteristischen Eigenschaften in der provisorischen Haube zum Vorschein käme. Man kann daher die Differenzierung der Statocyten nicht als eine notwendige Begleiterscheinung der Regenerationsprozesse überhaupt erklären. Man könnte dies nur für die Regeneration der geotropischen, typischen Wurzeln behaupten. Wenn irgend eine Erscheinung mit einem Vorgang verbunden ist, welcher andererseits ohne jene Erscheinung

vor sich geht, so hat man wohl ein Recht zu fragen, ob dieselbe für die Lebensvorgänge der Pflanze nicht bestimmte Folgen hat, ob derselben nicht irgend eine Funktion zukommt.

Wenn nun die Differenzierung der Statocyten bloß bei der Regeneration bestimmter Wurzeln geschieht, so haben wir in derselben spezifische Prozesse zu sehen. Auf Grund des Studiums der Entwicklungsgeschichte der Statocyten wird man auch das Charakteristische der entwickelten Statocyten besser feststellen können.

Zunächst ist zu betonen, daß die typischen Statocyten in der Wurzel ein scharf charakteristisches Dauergewebe vorstellen. Das ist schon daraus zu ersehen, daß gleichzeitig mit der Umwandlung der Zellen zu Statocyten ihre weitere Teilung aufhört und auch ihre Teilungsfähigkeit verschwindet oder stark herabgesetzt wird. Durch Verwundung werden in den Haubenzellen keine Teilungen ausgelöst.

Damit hängt auch der Umstand zusammen, daß die Statocyten relativ plasmaarm sind. Das Cytoplasma bildet schließlich einen Wandbeleg, das Zentrum der Zellen wird von einer oder mehreren großen Vacuolen eingenommen. Vergleichen wir das Cytoplasma der Statocyten mit demjenigen anderer sich nicht mehr teilenden Zellen, so fällt sofort seine Substanzarmut auf, welche besonders an fixierten und tingierten Präparaten deutlich auftritt. Da erscheinen Lamellen, Fäserchen und Körnchen im Cytoplasma der Statocyten in spärlicher Anzahl, und es ist auffallend, daß das Cytoplasma der gewöhnlichen callusartigen Gewebe substanzreicher erscheint. Man kann daraus auf das ziemlich geringe spezifische Gewicht des Cytoplasma der Statocyten, sowie auf die Spärlichkeit von festeren Strukturen in demselben schließen, welche Umstände neben der nicht direkt feststellbaren Konsistenz des Cytoplasmas die Beweglichkeit der in dem Cytoplasma enthaltenen spezifisch schwereren Körperchen, in erster Reihe der Stärkekörner, ermöglichen. Wenn demnach in einer Beziehung das Protoplasma der sich differenzierenden Statocyten substanzärmer wird, so wird dies kaum als eine Folge des in der Wurzelhaube sich aufstauenden Stromes von in die Wurzelspitze fließenden plastischen Stoffen anzusehen sein. Auch die Differenzierung jener Eigenschaften, welche die Beweglichkeit der Stärkekörner bedingen, ist ein spezifischer Vorgang.

Etwas später als die Stärkekörner werden auch die Kerne in den Statocyten beweglich. Bei *Vicia faba* verhielten sich dieselben in allen Keimpflanzen wie spezifisch schwerere Körperchen. Ob ihre Bewegung passiv oder aktiv ist, läßt sich nicht sicher entscheiden. Die beweglichen Kerne haben eine normale Struktur, sie erscheinen nicht dichter als gewöhnliche Kerne ruhender Zellen. Während der Differenzierung der Statocyten werden die Kerne eher ein wenig kleiner als größer. In manchen Fällen sind sie amoebenförmig, ich habe jedoch die näheren Bedingungen dieser Erscheinung nicht festgestellt. Noch drei Tage nach der Verwundung läßt sich beweisen, daß die Kerne in den Statocyten der alten Wurzelspitze sich viel schneller bewegen als diejenigen der provisorischen Haube. Zur Kenntnis der Bedingungen, unter welchen die Bewegung der Kerne stattfindet, sei besonders hervorgehoben, daß dieselbe von den Bewegungen und überhaupt von dem Vorhandensein der Stärkekörner in den betreffenden Zellen ganz unabhängig ist. Sie ist weiter unabhängig von dem Wachstum der Wurzelspitze, von dem Vorhandensein von Zellteilungen in derselben, sowie von ihrer geotropischen Krümmungsfähigkeit. Da die Kerne im allgemeinen spezifisch schwerer sind als das Cytoplasma (vgl. Mottier I, Němec V, Andrews I) und im Protoplasma der Statocyten besonders günstige Bedingungen für passive Bewegungen von spezifisch schwereren Körperchen realisiert sind, so ist es wohl wahrscheinlich, daß auch bei *Vicia faba* passive Bewegungen der Zellkerne vorliegen. Dennoch setzt auch da ihre Beweglichkeit besondere, spezifische Bedingungen in der Zelle voraus. Zunächst die, daß der Zellkern keine Eigenschaften besitzt, welche ihn ungefähr im Zentrum der Zelle halten würden. Weiter solche, daß der Kern nicht genötigt wäre, eine bestimmte Lage zur morphologischen Achse der Wurzel einzunehmen. In diesen Beziehungen erscheint der Kern ganz frei beweglich. Wenn wir schon hier spezifische Eigenschaften in der Zelle voraussetzen müssen, welche die freie Beweglichkeit der Kerne bedingen, so müssen wir dies noch mehr in Fällen tun, wo sich der Kern scheinbar wie spezifisch leichteres Körperchen verhält. Hier wird man schon viel eher geneigt sein anzunehmen, daß der Kern eine aktive („negativ geotaktische") Bewegung ausführt (vgl. Pfeffer I, 2). Die Kerne folgen schon dem Zuge von ziemlich kleinen Zentrifugalkräften (3—4 g) und wenn diese Bewegung eine passive ist, dann muß jene, welche unter normalen Verhältnissen durch

Einwirkung der Schwerkraft vor sich geht, eine aktive sein.[1]) Ich habe schon vor längerer Zeit die Frage aufgeworfen, ob diese Bewegung nicht in irgend einer Beziehung zur Bewegung der Stärkekörner steht (Němec V). Auf Grund von Beobachtungen an *Ricinus, Pisum* und *Euphorbia*, in deren Statocyten sich die Kerne scheinbar wie spezifisch leichtere Körperchen verhalten, kann ich behaupten, daß diese Bewegungen ganz unabhängig von dem Vorhandensein der Stärkekörner und deren Bewegungen vor sich gehen. Die Kerne behalten ihr normales Bewegungsvermögen in den Hauben der alten Wurzelspitzen auch dann, wenn dieselben keine Stärkekörner mehr enthalten. Die Bewegungen der Zellkerne werden daher weder durch das Vorhandensein der Stärkekörner bedingt, noch durch ihre Bewegung oder ihren Druck auf die Plasmahaut ausgelöst. Es ist weiter zu bemerken, daß die fraglichen Kernbewegungen nur dann prompt vor sich gehen, wenn sich die Kerne von den morphologisch oberen Zellwänden nicht auf größere Distanzen entfernen müssen. In invers gestellten Wurzeln nähern sich zwar die Kerne der basalen Zellwand, sie erreichen dieselbe jedoch nicht. Es spielen hier also noch bestimmte Umstände mit, welche auf eine gewisse Polarität der Zellen hinweisen, die ich jedoch nicht weiter diskutieren will. Für die „positiv geotaktischen" Bewegungen der Zellkerne gilt dies jedoch nicht.

Wir kommen schließlich auf die Plasmaansammlungen zu sprechen, die in den Statocyten unter bestimmten Bedingungen entstehen. Diese Gebilde bezeichne ich nur der Kürze wegen als Plasmaansammlungen. Denn es könnte sich in denselben auch um Neubildung irgend einer Substanz im Cytoplasma handeln, welche infolge eines Reizes vor sich geht. Die Substanz könnte dann nach Aufhören der Reizwirkung wieder aufgelöst und resorbiert werden. Aber es ist auch möglich, daß es sich wirklich um eine Ansammlung und Verdichtung des Cytoplasmas handelt, das sich infolge dessen intensiver tingiert oder überhaupt sichtbar wird. Auch hier ist zunächst darauf hinzuweisen, daß derartige Plasmaansammlungen auch in Zellen vorhanden sein können, welche keine

[1]) Da die Kerne auch dem Zuge von sehr hohen Zentrifugalkräften, wie solche zum Beispiel Andrews (I) einwirken ließ, folgen, wo keine faktischen, aktiven Bewegungen mehr zu erwarten sind, so sind die Kerne wohl spezifisch schwerer als das Cytoplasma und ihre Bewegungen gegen die Richtung der Schwerkraftrichtung sind daher kaum als passive Bewegungen von spezifisch leichteren Körperchen aufzufassen.

Stärkekörner enthalten. Wenn nämlich die Stärke aus den alten Hauben rasch verschwindet, so können in den Statocyten, besonders in den zentral gelegenen, noch nach dem völligen Verschwinden der Statolithenstärke Plasmaansammlungen vorhanden sein. Weiter bemerken wir, wenn wir die Entwicklung der Statocyten verfolgen, daß die Plasmaansammlungen in den basalen Partieen der Statocyten auftreten, bevor noch alle Stärkekörner beweglich geworden sind. Es ist wichtig, diesen Umstand hervorzuheben, weil man vielleicht annehmen könnte, daß die Ansammlungen nach Verschieben der Statocyten aus ihrer Ruhelage dadurch hervorgerufen werden, daß die Stärkekörner ihre normale Stellung verlassen haben, und daß daher die Reizursache in dem Nichtvorhandensein der Stärkekörner an bestimmten Stellen besteht. Diese Anschauung ist unrichtig, denn es treten in den sich differenzierenden Statocyten Plasmaansammlungen an Stellen auf, wo bisher überhaupt nicht Stärkekörner lagen, und weiter treten sie auch in Statocyten auf, die sich in der Ruhelage befinden und in welchen bloß allmählich die Größe der Stärkekörner abnimmt. Außerdem ist auch an die Seitenwurzeln hinzuweisen, in welchen Plasmaansammlungen zu sehen sind, wenn auch die Wurzel überhaupt ihre Ruhelage nicht verlassen hat. Man muß aus diesen Tatsachen den Schluß ziehen, daß die Plasmaansammlungen weder an das Vorhandensein der Stärkekörner gebunden sind, noch daß sie durch ihre Abwesenheit an bestimmten Stellen, noch durch ihre Bewegung ausgelöst werden. Wenn wir bei den orthotropen Wurzeln verbleiben, so muß zunächst auffallen, daß Plasmaansammlungen in den Statocyten, auch wenn sich die Wurzel in der Ruhelage befindet, in nachfolgenden Fällen entstehen: 1. Wenn die der basalen Zellwand (resp. den Plasmahäuten) anliegende Stärkemenge noch geringer ist als unter normalen Verhältnissen. Sobald die Stärkemenge ihre normale Höhe erreicht, verschwinden die Plasmaansammlungen. 2. Wenn in den Statocyten die Stärkemenge abnimmt, wie das in Fällen geschieht, wo die Wurzelspitze außer Tätigkeit gesetzt wird. 3. Werden die Wurzeln in radialer Richtung, also in ihrer Ruhelage, stark zentrifugiert, so entstehen ebenfalls Plasmaansammlungen in den Statocyten. Das führt mich zum Schlusse, daß in den orthotropen Wurzeln[1]) die Plasmaansammlungen durch Veränderungen des Druckes, den die

[1]) Die Verhältnisse, welche ich in den Seitenwurzeln gefunden habe, werden hier nicht in Betracht gezogen. Es sei nur bemerkt, daß sie sich von meinem Standpunkte aus sehr gut erklären lassen.

Statolithenstärke auf das sensible Plasma ausübt, ausgelöst werden, und zwar sowohl durch Verminderung als auch durch Vergrößerung des Druckes. Die Statocyten sind ohne Plasmaansammlungen, wenn der Druck der spezifisch schwereren Körperchen auf bestimmten Partieen des sensiblen Plasmas eine bestimmte Größe hat. Die Statocyten erreichen während ihrer Differenzierung diese Eigenschaft früher, als eine genügende Menge der Statolithenstärke einen Druck auf die bestimmten Partieen des sensiblen Plasmas ausübt. Daher in den jüngsten Stadien der Statocyten Plasmaansammlungen in denselben erscheinen. Während des weiteren Entwicklungsganges der Statocyten vergrößert sich die Menge der beweglichen Stärkekörner sowie ihre Größe, es steigt auch der Druck, den sie auf das sensible Plasma ausüben und die Plasmaansammlungen vermindern sich, bis sie ganz verschwinden. Wenn beim Hungern der Wurzelspitzen oder bei deren Ausschließung aus der Weiterentwicklung die Stärkemenge in den Statocyten abnimmt, so sinkt wieder ihr Druck und es erscheinen wieder Plasmaansammlungen. Wenn beim Zentrifugieren (wobei die Zentrifugalkraft größer als $1\,g$ ist) der Druck der Stärkekörner steigt, so erscheinen ebenfalls die fraglichen Plasmaansammlungen. Natürlich müssen auch Plasmaansammlungen dann entstehen, wenn die Wurzel aus ihrer Ruhelage verschoben wird. Die Fähigkeit der Statocyten, Plasmaansammlungen zu entwickeln, hängt jedoch noch mit anderen Umständen zusammen. In Wurzelspitzen, welche isoliert oder außer Tätigkeit gesetzt werden, wobei sie immer plasmaärmer werden, erscheinen schließlich auch keine Plasmaansammlungen in den Statocyten mehr. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dies mit der mangelhaften Ernährung der Statocyten zusammenhängt. Eine isolierte Wurzelspitze bekommt überhaupt keine Nahrung, sie wird sehr plasmaarm, die Wurzelspitzen, welche nach seitlichen Einschnitten durch neue ersetzt werden, werden sehr karg ernährt und werden ebenfalls plasmaarm. Sie können die Fähigkeit Plasmaansammlungen zu bilden entbehren, obwohl sie noch Teilungsfiguren und zahlreiche Zellen von meristematischem Charakter enthalten. Wird die neue Spitze abgeschnitten, so daß die alte zu neuem Wachstum angeregt wird, wobei sie auch reichlicher ernährt wird, so vermehrt sich der Plasmagehalt aller Zellen und in den Statocyten erscheinen wieder Plasmaansammlungen. Da sich nun direkt beobachten läßt, daß dieselben mit dem Plasmagehalt zusammenhängen und dieser zu der Ernährung Be-

ziehungen hat, so wird man leicht erklären können, warum in den Statocyten der Wurzelhaube unter bestimmten Bedingungen keine Ansammlungen erscheinen.

Wir haben gesehen, daß die Statocyten einen Teil ihrer charakteristischen Eigenschaften auch in Wurzelspitzen behalten können, deren Wachstum und weitere Entwicklung eingestellt wird. Die Kerne sind bei *Vicia faba* in solchen Fällen immer frei beweglich, woraus zu schließen ist, daß in den betreffenden Zellen auch Bedingungen vorhanden sind, welche auch eine freie Bewegung der Stärkekörner zuließen, wenn diese natürlich in den Statocyten vorhanden wären. Es ist dies vom Standpunkte der Statolithentheorie ein analoger Fall, wie wenn sich in der Stärkescheide die Beweglichkeit der Stärke auch in Partieen erhält, welche keiner geotropischen Krümmungsreaktion fähig sind. Offenbar werden sowohl durch äußere als auch durch innere Faktoren ziemlich schwer die für die Statocyten charakteristischen Eigenschaften durch neue ersetzt.

XIX. Die Beziehungen zwischen dem Vorhandensein der Statocyten und dem Geotropismus.

Die vorliegende Arbeit verfolgt nicht den speziellen Zweck, die Richtigkeit der sog. Statolithentheorie des Geotropismus nachzuweisen. Die Diskussion der beobachteten Tatsachen wäre jedoch sicher mangelhaft, wenn man die Erfahrungen, die über die Statocyten bei der Regeneration der Wurzelspitzen gewonnen wurden, im Lichte der genannten Theorie nicht prüfen wollte. Eine solche Prüfung könnte ja auch zu ihrer Widerlegung führen, sie kann jedoch auch neue Beiträge zur Wahrscheinlichkeit ihrer Richtigkeit hervorbringen, beides wird nicht ohne Bedeutung sein.

Es wurde hervorgehoben, daß bei typischen Wurzeln die erste Erscheinung, welche auf eine bevorstehende regenerative Bildung einer neuen Wurzelspitze hinweist, die Differenzierung eines Statocytenkomplexes ist. Das Stadium, in welchem die Statocyten eine unbewegliche Stärke enthalten, dauert offenbar sehr kurz, sicher viel kürzer als bei den anfangs ageotropischen Seitenwurzeln

(Tischler I). Ich habe zahlreiche Versuche angestellt, wie sich die eben regenerierenden Wurzeln in Bezug auf ihre geotropische Krümmungsfähigkeit verhalten werden, wobei gefunden wurde, 1. daß die Wurzeln niemals vor dem Erscheinen der Statolithenstärke einer geotropischen Orientierungskrümmung fähig sind, und 2. daß etwa gleichzeitig mit der Differenzierung des Statocytenkomplexes die Wurzel auch einer geotropischen Orientierung fähig wird. Das wäre eigentlich nichts neues, und es wird dies eigentlich streng von keiner Seite bestritten. Wenn z. B. angegeben wird, daß bei dekapitierten Wurzeln früher Krümmungen auftreten als die Statolithenvorrichtung, so kann es sich dabei um bloße traumatrope oder spontane Nutationen gehandelt haben, welche zufällig mit den positiv geotropischen Krümmungen in ihrer Richtung übereinstimmen. Ja es wäre zu wundern, wenn es solche Krümmungen nicht gäbe, wenn die dekapitierte und horizontal gelegte Wurzel unregelmäßige Nutationen in verschiedenen Richtungen ausführen würde, und wenn bloß die Abwärtskrümmung niemals erscheinen würde. In diesem Fall ist die Abwärtskrümmung eine eben so mögliche Richtung wie alle übrigen. Man kann in solchen Versuchen nur dann von geotropischen Krümmungen sprechen. wenn unter mehreren Wurzeln die Mehrzahl übereinstimmende Abwärtskrümmungen aufweist. Jedenfalls erscheinen derartige Versuche als nicht überzeugend. Aber gesetzt, die zwei oben angeführten Resultate wären unbestreitbar bewiesen, so wird dadurch noch nicht die Statolithentheorie bewiesen. Denn man könnte einwenden, daß das gleichzeitige Erscheinen des Statolithenapparates und der geotropischen Reaktionsfähigkeit eine rein zufällige — wenn auch schon für sehr viele Fälle gültige — Koinzidenz ist, oder daß die Differenzierung des Statolithenapparates eine für den Geotropismus selbst unwesentliche Nebenerscheinung ist, die mit den Prozessen verknüpft ist, welche zum Vorschein der geotropischen Reaktionsfähigkeit führen. Wir werden daher diese Einwände auf ihre Berechtigung zu prüfen haben.

Die geotropischen Versuche, welche ich mit angeschnittenen Wurzeln ausgeführt habe, haben im Vergleiche mit den bisherigen mehrere Vorteile. Die Wurzel wird bei ihnen einseitig verletzt und führt daher bloß in einer voraus bestimmbaren Ebene traumatrope Krümmungen aus. Man wird daher fast vollständig den Schwierigkeiten entweichen können, welche sonst die unregelmäßigen Nutationen bereiten. Man kann weiter an der Wurzel

mehrere Statocytenkomplexe zur Entwicklung bringen, und daher die Verwundung durch Dekapitation verschiedenartig variieren. Durch passend geführte Einschnitte kann man die Differenzierung des Statocytenkomplexes beschleunigen und auch hieran spezielle Versuche anknüpfen.

Die durch einen Quereinschnitt verwundeten Wurzeln sind eine Zeit lang einer geotropischen Krümmung unfähig, woran der Wundshock schuldig ist; derselbe ist nach ein paar Stunden vorüber, sicher nach 24 Stunden. Denn wenn da die Wurzeln horizontal gelegt werden, so krümmen sie sich bald geotropisch (Versuch 12—14). Zu dieser Zeit enthält noch die ursprüngliche Haube reichliche Statolithenstärke. Wie aus den Versuchen 12 und 13 hervorgeht, verlieren einige von diesen Wurzeln in ihrem weiteren Entwicklungsgange ihren Geotropismus, so daß z. B. bei *Cucurbita pepo* einige Wurzeln 62 Stunden, bei *Vicia faba* 48 bis 54 Stunden nach der Verwundung ageotropisch erscheinen. Es wurden mehrere diesbezügliche Versuche ausgeführt, das kritische Stadium, in welchem die Wurzel nicht geotropisch ist, lag nicht immer übereinstimmend, immer war es jedoch an einigen Wurzeln festzustellen. Nach diesem Stadium erscheinen wieder alle Wurzeln geotropisch. Wir haben also nachfolgende Verhältnisse:

1. Stadium: Alle Wurzeln ageotropisch infolge des Wundshockes,
2. „ „ „ geotropisch, Wundshock vorüber,
3. „ Einige Wurzeln geotropisch, andere ageotropisch,
4. „ Alle Wurzeln geotropisch.

Dieses merkwürdige Verhalten der Wurzeln ließe sich so erklären: Miehe hat gezeigt, daß die Stammspitze tonisch auf den Geotropismus einwirken kann. Das könnte auch für die Wurzeln gelten. Unter normalen Bedingungen wirkt die Spitze auf die Wurzel so, daß der geotropische Reiz normal ausgeführt wird; wird ihr Zustand jedoch verändert, so kann dies auch eine Veränderung des Reaktionsvorganges in der Wurzel bewirken, so z. B., daß diese reaktionsunfähig wird. In unseren Versuchen wurde zwar die Wurzelspitze nicht abgeschnitten, aber wir konnten uns überzeugen, daß sie nach gehörig tief geführten Einschnitten allmählich aus dem weiteren Wachstumsvorgang der Wurzel ausgeschaltet und durch eine neu sich bildende andere Spitze ersetzt wird. Es könnte nun sein, daß die alte Spitze dabei ihren tonischen Einfluß auf den Reizvorgang in der Wurzel verliert und

daß sie auch in dieser Beziehung durch die sich neu bildende Wurzelspitze ersetzt wird. Es könnte nun ein Übergangsstadium geben, wo die alte Spitze schon ihren tonischen Einfluß verloren hat, die neue noch nicht fertig ist und daher die alte noch nicht in dieser Richtung ersetzt haben kann. Und das wäre eben jenes Stadium, wo die Wurzel ageotropisch erscheint. Tatsächlich ist da die neue Spitze noch nicht vollkommen ausgebildet, in der alten klingen schon die Wachstumsprozesse aus. Gegen diese Auffassung sprechen jedoch die Versuche mit schief von unten angeschnittenen Wurzeln. Diese verlieren ebenfalls nach der Verwundung ihre geotropische Reaktionsfähigkeit. Aber schon nach 24 Stunden sind alle geotropisch (Versuch 14). Sie verlieren während der Weiterentwicklung ihren Geotropismus nicht, obzwar auch hier die alte Spitze ausgeschaltet und durch eine neue ersetzt wird. Das ließe sich vielleicht so erklären, daß hier die neue Spitze früher ausgebildet wird, ehe noch die alte ihren tonischen Einfluß auf die Wurzel verliert. Aber es läßt sich nicht feststellen, daß vielleicht der Seitenlappen relativ schneller sich zu einer neuen Spitze umbilden würde, als es bei quer angeschnittenen Wurzeln der Fall ist. Die Geschwindigkeit der Differenzierung einer neuen Spitze und der Ausschaltung der ursprünglichen steht in beiden Fällen in gleichem Zeitverhältnis zu einander. Wenn sich daher schräg von unten angeschnittene Wurzeln anders verhalten als die quer angeschnittenen, so muß die Ursache in einem anderen Umstande als in dem tonischen Einflusse einer fertigen Spitze auf die Wurzel gesucht werden.

Wir können vielleicht die Verhältnisse erklären, wenn wir uns zunächst über den Einfluß des Abschneidens der alten oder der sich neu bildenden Spitze auf den Geotropismus der Wurzel unterrichten. In den Versuchen 13 und 14 sind zwei parallele Versuchsreihen mit quer- und schräg angeschnittenen Wurzeln angeführt. Zunächst fällt es auf, daß das Abschneiden der alten Spitze bei den schräg angeschnittenen Wurzeln weniger nachteilig auf den Geotropismus der betreffenden Wurzeln einwirkt als bei den quer angeschnittenen. Umgekehrt wirkt das Abschneiden der sich neu bildenden Wurzelspitzen. Und doch ist die innere Differenzierung der neuen Wurzelspitzen bei beiderlei Wurzeln ungefähr dieselbe, was die alten Spitzen betrifft, sicher dieselbe. Es fällt weiter auf, daß bei den schräg von unten angeschnittenen Wurzeln die neue Spitze schon $7^1/_2$ Stunde nach dem Abschneiden der alten Spitze

die geotropische Krümmung ermöglicht, was bei quer angeschnittenen Wurzeln erst nach $19^1/_2$ Stunde der Fall ist, wo doch hier die neue Spitze schon längst eine vollkommenere Differenzierung und Ausgestaltung erfahren hat, als bei den schräg angeschnittenen Wurzeln. Wir sehen also, daß die Höhe der inneren Differenzierung einer sich neu bildenden Wurzelspitze direkt keine Bedeutung für den Geotropismus der Wurzel hat.

Es ist weiter merkwürdig, daß sich etwa drei Tage nach der Verwundung beiderlei Wurzeln (sowohl die schräg als auch die quer angeschnittenen) nach dem Abschneiden der neuen oder alten Spitze ganz gleich verhalten. Ihr Abschneiden verursacht bei beiderlei Wurzeln einen etwa gleich langen Wundshock, derselbe dauert jedoch nach dem Abschneiden der neuen Spitze länger. Die geotropischen Versuche führen dann bei beiderlei Wurzeln zu solchen Resultaten, wie in den Versuchen 16 und 20 II angegeben ist. Es kommt daher in diesen Stadien — und natürlich auch in den späteren — der neuen Spitze eine viel größere Bedeutung für den Geotropismus der Wurzeln zu als der alten. Daß es sich nicht dabei um die Unterschiede in dem Alter der beiden Spitzen handelt, ist aus dem Versuche 20 III zu ersehen. Dekapitierte und hierauf angeschnittene Wurzeln können gleichzeitig zwei Wurzelspitzen regenerieren. Wird der Einschnitt gehörig tief geführt, so wird zwar an der Dekapitationswundfläche eine neue Spitze angelegt, dieselbe stellt jedoch meist ihre weitere Entwicklung ein, ebenso wie das infolge eines Quereinschnittes an einer nicht dekapitierten Wurzel zu beobachten ist. Und wie hier, so hat auch dort die unter dem Einschnitte befindliche Spitze eine kleinere Bedeutung für den Geotropismus als die obere. Es ist sicher, daß die Beziehung der alten oder unter dem Einschnitte angelegten Spitze zu der Wurzel in Bezug auf den Geotropismus schwächer ist als jene der an der oberen Wundfläche des Einschnittes angelegten Spitze. Ob es sich um eine korrelative oder eine andere Beziehung handelt, wollen wir vorläufig unerörtert lassen.

Wir haben gesehen, daß das Abschneiden der neuen Spitzen verschiedene Folgen in Bezug auf den Geotropismus haben kann, auch wenn es sich um Spitzen handelt, deren innere Differenzierung auf einer ungefähr gleichen Stufe steht. Sollte es sich um Differenzen im tonischen Einfluß der Spitze handeln, so hätten wir einen Fall vor uns, wo derselbe von der Differenzierung der Spitze ganz unabhängig recht verschieden sein kann: bei einen Wurzeln genügt

er, um die Wurzel geotropisch reaktionsfähig zu machen, bei den anderen nicht, obzwar die neuen Spitzen bei beiderlei Wurzeln auf ungefähr derselben Entwicklungsstufe sich befinden. Und doch kann es sich bei dem tonischen Einfluß der Spitze auf die Reaktionsfähigkeit der Wurzel nur um den Einfluß eines Organes handeln, bei dem es auf seine Struktur ankommt, denn nur diese charakterisiert es als solches. Ohne die charakteristische Struktur ist die Wurzelspitze eben keine Spitze mehr. Nun hat sich herausgestellt, daß bei den schräg von unten angeschnittenen Wurzeln die neue Spitze schon 48 Stunden nach der Verwundung die geotropische Reaktionsfähigkeit ermöglicht, obzwar zu dieser Zeit (wenn die Versuche bei 12—16° C. ausgeführt wurden) in dem Seitenlappen eigentlich noch keine einzige Teilung vor sich gegangen ist, die zur Umbildung des Seitenlappens zu einer neuen Spitze in einer direkten Beziehung stände. Man kann also noch absolut nicht von einer wirklichen Spitze sprechen. Bei quer angeschnittenen Wurzeln ermöglicht eine ebenso differenzierte Anlage einer neuen Spitze keine geotropische Reaktionsfähigkeit. Es ist nicht denkbar, daß zwei gleichstrukturierte, durch ähnliche Faktoren (hier Verwundung der Wurzelspitze) hervorgerufene und gleiches weitere Schicksal aufweisende Organe einen so differenten tonischen Einfluß ausüben könnten. Daher ich der Meinung bin, daß sich die Resultate unserer Versuche auf diese Weise nicht erklären lassen. Der tonische Einfluß der Spitze auf die Reizvorgänge in der Wurzel soll dadurch nicht verkannt werden, es kommt ihm jedoch eine ziemlich geringe Bedeutung zu.

Es könnte aber sein, daß der Wurzelspitze keine bevorzugte Bedeutung für den Geotropismus zukommt, weder eine tonische, noch eine perzeptorische. Wir haben ja gesehen, daß schräg von unten angeschnittene Wurzeln 48 Stunden nach der Verwundung und nachdem ihnen noch dazu die alte Spitze abgeschnitten wurde, schon nach $4^1/_2$ oder 7 Stunden (Versuch 14, 18) eine geotropische Reaktion aufweisen können, also zu einer Zeit, wo die neue Spitze noch nicht fertig ist, ja wo noch keine speziell zur Bildung eines neuen Vegetationspunktes in Beziehung stehende Zellteilung vor sich gegangen ist. Man könnte den Versuch machen, die Ergebnisse unserer Untersuchungen durch einen verschieden starken Wundshock zu erklären. Der Versuch würde nicht gelingen; denn es könnte auf diese Weise absolut nicht möglich sein zu erklären, warum von quer angeschnittenen Wurzeln, nachdem bei ihnen

einmal der Wundshock vorübergegangen ist, einige nach einer bestimmten Zeit wieder ageotropisch werden. Und weiter warum das Abschneiden der alten Spitze zwei Tage nach der Verwundung bei den quer angeschnittenen Wurzeln (Versuch 13) einen anderen Erfolg hat, als bei den schief angeschnittenen (Versuch 14). Beiderlei Wurzeln wurden doch auf dieselbe Weise verwundet, der Wundshock sollte gleich stark sein. Nun ist es merkwürdig, daß drei Tage nach der Verwundung das Abschneiden der alten Spitze bei beiderlei Wurzeln in gleicher Weise einen ganz schwachen Wundshock (etwa wie in den Versuchen 16 und 20 II) verursacht. Noch auffallender ist der Umstand, daß, wenn zwei Tage nach der Verwundung beiderlei Wurzeln sowohl die neue als auch die alte Spitze abgeschnitten werden, beiderlei Wurzeln nach einer ungefähr gleichen Zeit, nämlich etwa nach zwei Tagen wieder geotropischer Reaktionen fähig sind. Das beweist, daß der verschiedene Erfolg des Abschneidens der alten oder neuen Spitzen selbst auf irgend welchen differenten Eigenschaften dieser Spitzen beruht und daß daher der Beschaffenheit der Wurzelspitze für den Geotropismus der Wurzeln eine entscheidende Bedeutung zukommt. Wir sind daher berechtigt, die Beschaffenheit der Wurzelspitzen zu untersuchen und zu prüfen, ob sich die eventuell aufgefundenen Differenzen nicht in Einklang mit unseren Versuchsergebnissen bringen lassen. Soviel können wir schon jetzt behaupten, daß auch das Heranziehen des Wundshocks an sich die Erfahrungen, die wir an angeschnittenen Wurzeln gemacht haben, nicht erklären kann. Es soll natürlich der Wundshock an sich nicht bestritten werden.

Die mikroskopische Untersuchung belehrt uns leicht, daß sich die Wurzelspitzen bei schräg und quer angeschnittenen Wurzeln betreffs der Statolithenstärke 48 Stunden nach der Verwundung (in einer Kultur bei 12—17° C.) deutlich unterscheiden. Die quer angeschnittenen Wurzeln besitzen in der provisorischen Haube der sich neu bildenden Spitze keine Statolithenstärke (Versuch 13), hingegen besitzen schräg von unten angeschnittene Wurzeln eine deutliche Statolithenstärke (Versuch 14) in dem V-förmigen Seitenlappen, aus welchem sich eine neue Spitze differenzieren soll. Bei diesen Wurzeln besitzt auch die Haube der alten Spitze Statolithenstärke, bei den quer angeschnittenen Wurzeln ist entweder noch Statolithenstärke vorhanden, oder sie ist bloß in letzten Spuren vorhanden. Und eben diese Wurzeln reagieren in diesem Stadium nicht geotropisch. Dasselbe ist bei *Cucurbita* (Versuch 12) der

Fall. Hier verschwindet die Stärke in den Hauben der alten Spitzen später, das kritische Stadium, wo dieselben bei einigen Wurzeln die Statolithenstärke nicht mehr und die neuen Hauben noch nicht besitzen, ist etwa 62 Stunden nach der Verwundung anzutreffen. Derartige Wurzeln reagieren nicht geotropisch, obzwar sie früher und nachher geotropisch sind.

Die Verschiedenheiten im Vorhandensein und Verschwinden der Statolithenstärke bei den angeschnittenen Wurzeln sind leicht nach dem, was bei der Schilderung der inneren Vorgänge in diesen Wurzeln gesagt wurde, zu begreifen. Je tiefer die Einschnitte geführt wurden, desto schneller verschwindet aus den Hauben der alten Spitzen die Statolithenstärke. Und absolut gleich tief kann man in einem Versuche die Einschnitte bei allen Wurzeln nicht führen. Weiter genügt bei schräg von unten geführten Einschnitten ein weniger tief geführter Einschnitt, um die Bildung einer neuen Spitze auszulösen, und auch nach gleich tiefen Einschnitten erscheint immer bei schräg von unten angeschnittenen Wurzeln früher Statolithenstärke in dem Seitenlappen. Bei solchen Wurzeln erscheint dieselbe früher im Seitenlappen und verschwindet später in der alten Haube, als bei den quer angeschnittenen Wurzeln, bei welchen sie später in der Haube der neuen Spitze erscheint und früher in jener der alten Spitze verschwindet. Daher hier ein Stadium möglich ist, wo beide Spitzen keine Statolithenstärke besitzen, bei jenen kommt kein solches vor. Werden beiderlei Wurzeln etwa 48 Stunden nach der Verwundung durch einen Querschnitt abgeschnitten, so wird sich bei allen Wurzeln in gleicher Weise eine neue Spitze bilden müssen, bei allen erscheint ungefähr zur selben Zeit eine neue Statolithenstärke in den neuen provisorischen Hauben. Die Übereinstimmung aller dieser Tatsachen mit der Statolithentheorie ist ohne weiteres einleuchtend. Und ich gestehe, daß der Versuch mit quer angeschnittenen Wurzeln, von welchen dann einige ohne weitere Verwundung nochmals ihren Geotropismus verlieren, obzwar ihre neue Spitze auf derselben Entwicklungsstufe steht wie bei ähnlich behandelten Wurzeln, die jedoch geotropisch sind, in Verbindung mit dem Versuche mit schräg von unten angeschnittenen Wurzeln nach meiner Meinung nicht anders als mit Hilfe der Statolithenanschauung zu erklären ist. Da mir die Sache wichtig zu sein scheint, so will ich das Schema dieser beiden Versuche angeben, wenn sie ideal rein ausgeführt wären (was aus verschiedenen Gründen nicht möglich ist).

T = 16° C., Versuchsmaterial: 1 cm lange Keim-Wurzeln von *Vicia faba*

Zeit nach d. Verwundung	Der Einschnitt reicht genau gleich bei allen Wurzeln etwas über die Mitte des Pleroms					
	Quer angeschnittene Wurzeln			Schräg v. unten angeschnitt. Wurzeln		
	Statolithenstärke[1])			Statolithenstärke[1])		
	Geotropismus	alte Spitze	neue Spitze	Geotropismus	alte Spitze	neue Spitze
4 Std.	ageotropisch	+		ageotropisch	+	
24 „	geotropisch	+		geotropisch	+	
48 „	geotropisch	+	—	geotropisch	+	+
52-60 „	ageotropisch	—	—	geotropisch	—	+
72 Std.	geotropisch		+	geotropisch	—	+

In einem solchen Versuch wären alle Wurzeln gleich tief verwundet, so daß der Einfluß der alten Spitze bei allen Wurzeln gleich groß sein müßte. Auch die neue Spitze würde sich bei allen Wurzeln gleich schnell entwickeln. Und doch hätte 48 Stunden nach der Verwundung das Abschneiden der alten Spitzen bei den quer angeschnittenen Wurzeln einen ganz anderen Erfolg als bei den schräg angeschnittenen: diese würden bald nach der Verwundung geotropisch erscheinen, jene viel später. Das Abschneiden der neuen Spitzen würde bei allen Wurzeln einen gleich langen Wundshock verursachen, hierauf erschienen beiderlei Wurzeln gleich stark geotropisch. Der Wundshock wäre jedoch erheblich kürzer als jener nach dem Abschneiden der alten Spitze bei den quer angeschnittenen Wurzeln. Das Abschneiden der beiden Spitzen durch einen Querschnitt hätte einen gleich langen Wundshock zur Folge, einen längeren als alle bisherigen waren.

Ein solcher Versuch ist in dieser Reinheit nicht auszuführen, weil man nicht alle Einschnitte an den betreffenden Wurzeln relativ gleich tief führen kann und weil die Wurzeln individuelle Variationen aufweisen. Aber es lassen sich die Resultate dieses idealen Versuches aus realen Versuchen auf Grund von mikroskopischer Untersuchung und Kombination der Befunde ableiten.

Wir haben gesehen, daß in schräg von unten angeschnittenen Wurzeln in dem V-förmigen Seitenlappen ziemlich früh, schon 42 Stunden nach der Verwundung, Statolithenstärke abgelagert wird.

[1]) + bedeutet, daß die Statolithenstärke vorhanden ist, — daß dieselbe fehlt. Wohl kann da eine unbewegliche Stärke vorhanden sein.

Wir können dies verzögern, wenn die schräg von unten angeschnittene Wurzelspitze noch durch einen 1,5 mm höher von derselben Seite geführten Quereinschnitt verwundet wird. Äußerlich scheint der Regenerationsvorgang ähnlich vor sich zu gehen, wie bei ähnlichen Wurzeln, bei welchen die beiden Einschnitte von entgegengesetzten Seiten geführt wurden. Aber bei den ersten Wurzeln erscheint die Statolithenstärke viel später als bei den letzteren, und wenn man den Wurzeln die alte Spitze abschneidet und dieselben horizontal legt, so erscheinen die letzteren früher und stärker gekrümmt. Dieser Versuch kann allerdings nicht als ein Beweis für die Richtigkeit der Statolithentheorie angeführt werden, da beiderlei Wurzeln neben den Differenzen im Vorhandensein der Statolithenstärke noch beträchtliche Unterschiede im Wachstum aufweisen. Die von derselben Seite angeschnittenen Wurzeln sind offenbar viel stärker beschädigt als die anderen (Versuch 23).

Ich will noch im Lichte der Statolithentheorie einige Einzelheiten der hier näher angeführten Versuche diskutieren. Zur Zeit, wo es in schräg von unten angeschnittenen Wurzeln zwei Statolithenkomplexe gibt, hat das Abschneiden der alten Spitze einen viel geringeren Wundshock zur Folge, als wenn die neue abgetrennt wird (vgl. die Versuche 14, 15). Manchmal, wenn man die Wurzeln zu spät nach der Operation untersucht, ist kaum noch ein Unterschied festzustellen, was übrigens auch mit der individuellen Variabilität zusammenhängen kann. Aus dem Versuche 16 erhellt weiter, daß der infolge des Abschneidens der alten Spitze entstehende Wundshock allmählich abnimmt, je später nach der ersten Operation dieselbe abgetrennt wird.

Diese Verhältnisse deuten darauf hin, daß die alte Spitze allmählich ihre ursprüngliche enge Beziehung zu der Wurzel einbüßt. Ihr Abschneiden bewirkt bloß einen so schwachen Wundshock, wie etwa ein nicht zu tief geführter Einschnitt. Wie Rotherts (I), Czapeks (I) und meine (Němec IV) Versuche lehren, handelt es sich beim Wundshock nach einer Dekapitation nicht direkt um die Größe der Wundfläche, sondern um die mit der Dekapitation verbundene Entfernung eines Organes, also um die Unterbrechung des Zusammenhanges zwischen dem entfernten und dem übrigen Teile eines Organes oder Organsystems. Daneben wirkt aber auch die Verwundung als solche. Wenn nun die Folgen des Abschneidens der neuen Spitze anders sind als diejenigen der alten, so wird dabei entweder ein verschieden starker Wundreiz

ausgelöst, oder es sind die Beziehungen der beiden Spitzen zum Wurzelkörper verschieden. Es ist schließlich möglich, daß beides der Fall ist. Es scheint jedoch, daß Unterschieden in der Innigkeit der gegenseitigen Beziehungen eine größere Bedeutung zukommt, denn wir können beobachten, wie in der alten Spitze die Wachstumsvorgänge allmählich eingestellt werden und wie sie durch die neue ersetzt wird. Jedenfalls folgt aus den Versuchen, daß es neben dem Vorhandensein von Statolithenstärke noch auf andere Beziehungen zwischen der Wurzelspitze und dem Wurzelkörper ankommt. Dies ist besonders gut auch aus solchen Versuchen zu ersehen, wie der unter der Nummer 14 angeführte ist. Sollte es sich bloß um die Wirkung der Entfernung der Statolithenzone bei der Dekapitation handeln, so müßte die Folge des Abschneidens der alten Spitze dieselbe sein, wie des Abschneidens bloß ihrer Haube. Und doch ist dem nicht so, das Abschneiden der ganzen Spitze wirkt stärker. Es ist wohl möglich, daß dieser Einfluß der Wurzelspitze, wir wollen ihn als tonisch bezeichnen, eine ganz selbständige Erscheinung ist neben dem Einfluß des Statolithenapparates, und daß ohne denselben keine normale Reizkette möglich ist. Es wäre dies die „tonische Beeinflussung", von welcher Miehe (III) spricht. Mit der Perzeption eines äußeren Reizes müßte sie nichts gemeinsames haben. Wir nehmen an, daß diese im Statolithenapparate vor sich geht, und dieser ist in typischen Wurzeln auch räumlich vom Vegetationspunkt, welcher das Wesen der Wurzelspitze ausmacht, getrennt. Wenn daher eine Wurzelspitze abgeschnitten wird, so wird die Wurzel — nach unserer Auffassung — nicht nur der nötigen tonischen Beeinflussung seitens der Spitze, sondern auch der Perzeptionsvorrichtung beraubt. Wenn auf irgend welche Weise die Wurzel dieser normalen, tonischen Beeinflussung beraubt werden könnte, ohne daß ihr die Perzeptionsvorrichtung genommen wäre, so wäre natürlich keine normale Reaktion möglich. Wie dem auch sei, soviel scheint nötig zu sein, zwischen der tonischen Beeinflussung und der Perzeption streng zu unterscheiden. Es wäre ganz begreiflich, wenn beide Fähigkeiten meist auch lokal und zeitlich verknüpft wären, doch ist das gar nicht nötig.

Man wird, da Wechselbeziehungen zwischen der Wurzelspitze und dem Wurzelkörper angenommen werden müssen, auch fragen können, durch welche Elemente des Wurzelkörpers diese Beziehungen vermittelt werden. Die Frage ist nicht leicht zu beantworten, in

Bezug auf die Schwierigkeiten verweise ich auf meine früheren Äußerungen (Němec III). Wenn die ursprüngliche Wurzelspitze an angeschnittenen Wurzeln, die eine neue Spitze gebildet hatten, durch Plerom-, Periblem- und Dermatogenelemente zusammenhängt, so können wohl die Beziehungen zwischen der alten Spitze und dem Wurzelkörper vermittelt werden; wird solchen Wurzeln die neue Spitze abgeschnitten, so erscheint die Wurzel geotropisch sehr früh, bevor noch eine neue Spitze gebildet wird, reizbar (Versuch 13, 14, 16, 18). Wenn also die Spitze für den geotropischen Vorgang in bevorzugter Weise wichtig ist, so muß auch der etwa auf die Hälfte verminderte Zusammenhang der alten Spitze mit dem Wurzelkörper zur Vermittelung der fraglichen Beziehungen genügen. Wenn dagegen die ursprüngliche Spitze mit dem Wurzelkörper bloß durch das Periblem und Dermatogen zusammenhängt, so genügt dieser Zusammenhang nicht mehr, die ursprüngliche Spitze hat dann unter keinen Umständen für den Geotropismus der Wurzel eine Bedeutung. Solche Wurzeln erscheinen dann nach dem Abschneiden der neuen Spitze (Versuch 18) ageotropisch, wo ähnliche Wurzeln, bei denen jedoch die Spitze mit dem Wurzelkörper noch durch Pleromelemente zusammenhängt, geotropisch reagieren. Sie werden erst nach Bildung einer neuen Spitze mit Statolithenstärke geotropisch. Lehrreich ist in dieser Beziehung der Versuch 17. Wurzeln, welche etwas über die Mitte des Pleroms angeschnitten wurden, sind schon nach 24 Stunden einer geotropischen Reaktion fähig, solche jedoch, bei welchen das ganze Plerom durchschnitten wurde, verhalten sich, wie wenn sie vollständig dekapitiert wären, obzwar doch die Spitze durch einen beträchtlichen Teil der Periblem- und Dermatogenzellreihen mit dem Wurzelkörper zusammenhängt. Es muß da darauf hingewiesen werden, daß das Verbindungsstück noch drei bis vier Tage zahlreiche meristematische Zellreihen enthalten kann. Daß an dem Ausfall dieses Versuches der Wundreiz schuld wäre, so zwar, daß durch das Durchschneiden des Pleroms ein viel stärkerer Wundshock verursacht wäre als durch ein bloßes Anschneiden desselben, so daß er bis zur Bildung einer neuen Spitze andauern würde, ist nicht anzunehmen. Das ist aus nachfolgendem Versuche leicht zu ersehen. Wird eine Wurzel schräg von unten angeschnitten, wobei der Schnitt das ganze Plerom durchtrennt, so ist sie schon nach 42 bis 48 Stunden deutlich geotropisch reaktionsfähig. Der Seitenlappen, aus welchem sich eine neue Spitze zu bilden beginnt, enthält schon

deutliche Statolithenstärke (Versuch 17). Dagegen erscheinen quer angeschnittene Wurzeln, bei welchen ebenfalls das ganze Plerom durchtrennt wurde, erst etwa 60 Stunden (oder später) nach der Verwundung geotropisch, und zwar ebenfalls zur Zeit, wo sie Statolithenstärke enthalten. Und doch wurde in beiden Fällen das ganze Plerom durchschnitten, ja die Wundfläche ist bei schief angeschnittenen Wurzeln größer, und dennoch erreichen dieselben ihre Reaktionsfähigkeit früher als die quer angeschnittenen. Am Wundreiz selbst kann dieser Unterschied sicher nicht liegen, denn wenn dem so wäre, so müßte der Wundshock bei beiderlei Wurzeln zu gleicher Zeit verschwinden, was hier nicht der Fall ist. Dies beweist weiter, daß die Rückkehr in irgend welcher Beziehung zur Neubildung der Wurzelspitze steht, und wir haben schon wahrscheinlich zu machen versucht, daß es sich speziell um die Ausbildung des Statocytenkomplexes handelt.

Daß auch unter normalen Bedingungen, d. h. in den intakten Wurzeln, bloß durch die Pleromelemente (eventuell die denselben direkt anliegenden Zellschichten) der geotropische Reiz sowie der eventuelle tonische Einfluß der Spitze geleitet wird, soll durch obige Auseinandersetzungen keineswegs behauptet werden. Es könnte sein, daß das völlige Durchschneiden des Pleroms sekundär bewirkt, daß die Periblem- und Dermatogenelemente ihre Leitungsfähigkeit verlieren. Es könnte ja sein, daß die ursprüngliche Spitze an angeschnittenen Wurzeln überhaupt ihren Einfluß auf den Wurzelkörper durch die sich sekundär im Verbindungsstück einstellende Unfähigkeit die nötige Beeinflussung zu vermitteln verliert. Sie könnte sich in Wurzeln, deren ganzes Plerom durchschnitten wurde, viel früher einstellen, als da, wo es nur teilweise durchschnitten wurde. In solchen Wurzeln würde sich die Unfähigkeit Reize zu leiten, immer erst dann einstellen, wenn bedeutend mehr als die Hälfte des Pleroms durchschnitten wird. Wenn dann Wurzeln, welche eine nicht mehr wachsende alte und eine kräftig wachsende neue Spitze besitzen, diese abgeschnitten wird, so gewinnt jene alte Spitze wieder ihren Einfluß auf den Wurzelkörper. Wenn daher die den Zusammenhang bewirkende Partie ihre Leitungsfähigkeit verloren hat, so muß sie es wieder erreicht haben. Wie der Versuch zeigt, ist das nie der Fall, wenn das fragliche Verbindungsstück nicht auch Pleromelemente enthält.

Mit diesen Anschauungen scheint der Umstand in Widerspruch zu stehen, daß nach einem Ringelschnitt, welcher bis ins Peri-

kambium reicht, die ursprüngliche Wurzelspitze ihre Bedeutung für die geotropische Reaktionsfähigkeit der Wurzel verliert. Brunchhorst (I) hat diesen Versuch zuerst ausgeführt, auch Czapek erwähnt ihn später (III). Ich habe hingegen keine solche Wirkung des Ringelschnittes gesehen. In meinen damaligen Versuchen wurde der Ringelschnitt höchstens bis zum Perikambium geführt, es war daher bloß das Periblem durchschnitten. Da wird keine Regeneration ausgelöst, die Wunde wird verzogen, der Wundshock dauert bloß ein paar Stunden. Wenn dagegen auch das Perikambium durchschnitten wird, so hat das ähnliche Folgen, wie eine Dekapitation. Es wird eine Regeneration ausgelöst, welche zunächst an der oberen Wundfläche des Ringelschnittes beginnt, aber auch in das Plerom eingreift, wo sie als eine interkalare Regeneration vor sich geht. Dadurch wird die ursprüngliche Spitze ihrer Beziehung zum Wurzelkörper beraubt. Man kann ja ähnliches nicht nur durch einen Ringelschnitt, sondern auch durch zwei genügend tief in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten geführte Einschnitte erzielen. Es ließe sich natürlich noch die Frage diskutieren, ob die im Verbindungsstück einsetzenden interkalaren Regenerationsprozesse, welche zunächst in der Bildung einer provisorischen Haube bestehen, die Unfähigkeit der betreffenden Zellen, Reize zu leiten, verursachen, oder ob die Leitungsfähigkeit der Zellen unter der Herrschaft des Perikambiums steht, so daß sie nur erhalten bleibt, solange nicht mehr als die Hälfte der perikambialen Zellreihen durchschnitten wird.

In allen Versuchen, in welchen die Wurzelspitzen, welche ihr Wachstum unter dem Einfluß einer anderen, kräftigeren oder stärker mit dem Wurzelkörper zusammenhängenden Spitze eingestellt haben, durch das Abschneiden dieser Spitzen zu erneutem Wachstum angeregt wurden (Versuch 15 u. 24), enthielten dieselben, wenn sie einer geotropischen Krümmung fähig waren, Statolithenstärke in ihren Hauben. Solche Wurzelspitzen können schon 24 Stunden nach dem Abschneiden der kräftigeren Spitze eine geotropische Krümmung aufweisen, also viel früher, als wenn sich eine ganz neue Spitze bilden muß. Dies ist vom Standpunkte der Statolithentheorie leicht zu begreifen, da die betreffenden Wurzelspitzen schon fertige Hauben besitzen und in diesen einen Zellenkomplex, dessen Elemente schon vor Anfang des Versuches mit vollkommen ausgebildeten Eigenschaften von typischen Statocyten versehen sind, die Statolithenstärke ausgenommen. Diese

Zellen besitzen nämlich bei *Vicia faba* leicht bewegliche, sich wie spezifisch schwerere Körperchen verhaltende Kerne, was darauf hinweist, daß auch die Stärkekörner, wenn solche vorhanden wären, beweglich wären. Es handelt sich also nur um die Ablagerung der Statolithenstärke in den Statocyten (eventuell auch um die Herstellung der Leitungsfähigkeit der Zellen sowie der tonischen Beziehungen der Spitze zum Wurzelkörper, denn häufig geht die geotropische Krümmung von der Spitze auch auf den Wurzelkörper über), und die Perzeption des geotropischen Reizes ist möglich.

In mehreren Versuchen wurde mit Wurzeln gearbeitet, welche zwei Spitzen und zwei Statocytenkomplexe besaßen. Wie schon früher (Němec V), habe ich auch jetzt derartige Wurzeln herangezogen, um zu beweisen, daß den Wurzelspitzen eine bevorzugte Bedeutung bei der Perzeption des Schwerkraftreizes zukommt. Diesen Beweis sehe ich in dem Umstande, daß es für die Größe der geotropischen Reaktion nicht gleichgültig ist, ob sich bei horizontal gelegten Wurzeln die beiden Spitzen nebeneinander (in horizontaler Ebene) oder übereinander (in vertikaler Ebene) befinden. Wie aus den Versuchen 18 u. 20 II hervorgeht, reagieren in dem letzten Falle die Wurzeln langsamer. Nach einer bestimmten Zeit erscheinen ihre Krümmungen schwächer als bei jenen, wo die beiden Spitzen nebeneinander sich befinden. Da der sich krümmende Wurzelkörper (die Reaktionszone) ringsherum gleichmäßig gestaltet ist, so können in ihm die Ursachen der Differenz in der Größe der Reaktion nicht gesucht werden. Es sei betont, daß ein Durchstechen der Wurzeln dicht hinter dem Transversalmeristem und ihr nachträgliches Horizontallegen, so daß die Stichwunde bei einigen Wurzeln horizontal, bei anderen vertikal gerichtet ist, keine solche Differenzen hervorruft. Diese Differenz ist allerdings ziemlich gering, zuweilen, wenn sich die Wurzeln unter nicht ganz günstigen Bedingungen befinden (Versuch 14), ist sie nicht festzustellen. Sonst habe ich dieselbe so häufig beobachtet, daß ich an ihrer Realität nicht zweifeln kann. Sie wird sich überhaupt nur zeigen können, so lange die ursprüngliche Haube neben der neuen auf den geotropischen Reizvorgang im Wurzelkörper einen Einfluß ausübt.

Die Bildung einer neuen Spitze und damit auch eines neuen Statocytenkomplexes kann noch auf eine andere Weise gehemmt und verschoben werden, nämlich dadurch, daß man die Wurzel durch mehrere dicht übereinander von derselben Seite geführte

Einschnitte verwundet (Versuch 19). Mit der Verzögerung der Bildung einer neuen Spitze mit dem Statocytenkomplex wird auch deutlich das Wiedererscheinen der geotropischen Krümmungsfähigkeit verzögert.

Die bisher besprochenen Versuche beziehen sich auf Wurzeln, welche zwei, meist ungleichartige Wurzelspitzen besitzen. Diese Ungleichartigkeit kann auch dann erscheinen, wenn es sich um zwei gleich alte Wurzelspitzen handelt (Versuch 20 III), was erzielt wird, wenn eine dekapitierte Wurzel noch durch einen Quereinschnitt verwundet wird. Es ist ziemlich schwer, den Einschnitt eben so zu führen, daß sich zwei gleich stark wachsende Wurzelspitzen regenerieren. Gleich starke und gleich alte Wurzelspitzen erhält man eher, wenn eine dekapitierte Wurzel durch einen ganz kurzen Medianschnitt halbiert wird. Das Abschneiden der einen Spitze hat dann die Schwächung der geotropischen Reaktionsfähigkeit zur Folge, und daß es sich um den Wundreiz handelt, erhellt daraus, daß die Krümmung zuweilen auf die intakte Spitze beschränkt bleibt und nicht auf den Wurzelkörper selbst übertritt, auf welchen sich der Wundshock, der sich bekanntlich hauptsächlich in akrofugaler Richtung fortpflanzt (Versuch 20 I), verbreitet hat.

Wichtig scheinen mir für die Statolithentheorie noch Versuche mit abgeschnittenen Wurzeln zu sein. Werden dekapitierte Wurzeln abgeschnitten und isoliert in einem Medium kultiviert, das ihnen keine reichliche Ernährung mit organischen Stoffen ermöglicht, so wird keine neue Spitze gebildet. An der Wundfläche wird bloß ein Callus gebildet, der jedoch keine Statolithenstärke besitzt (Versuch 21). Werden jedoch solche Wurzeln an ein Substrat gelegt, welches organische Nährsubstanzen enthält, so kann man an der dekapitierten Wurzel eine Regeneration beobachten, obzwar dieselbe nicht völlig zu Stande gebracht wird. Ich habe nun absichtlich als Nährsubstanzen (neben Knopscher Lösung) einerseits Glycerin, andererseits Dextrose gewählt. Aus diesem vermag die Pflanze leichter Stärke zu bilden als aus jenem, und in der Tat zeigt sich, daß die Wurzeln in der Dextrose sehr früh in ihrer provisorischen Haube Statolithenstärke bilden (Versuch 22) und geotropisch reagieren, wogegen diejenigen, welchen statt der Dextrose Glycerin zu Gebote steht, noch 48 Stunden später, während deren sie einen deutlichen Zuwachs erfahren hatten, keiner geotropischen Krümmung fähig sind. Im Regenerationsvorgang ließ sich bei beiderlei Wurzeln kein prinzipieller Unter-

schied feststellen, dagegen besteht ein solcher in Bezug auf das Vorhandensein oder Fehlen der Statolithenstärke. Noch auffallender ist der Versuch, wenn man abgeschnittene, nicht dekapitierte Wurzeln aushungern läßt und dieselben dann in verschiedenartige Nährlösungen gibt. Immer stellt sich die geotropische Krümmungsfähigkeit desto früher ein, je früher sich Statolithenstärke in der Haube kondensiert, wobei es keineswegs auf die Wachstumsintensität der Wurzeln selbst ankommt. Doch ist hier nicht der Ort, über diese Versuche ausführlicher zu referieren.

XX. Die traumatropen Krümmungen.

Die verschiedenartigen Operationen, die an den Wurzeln ausgeführt wurden, haben unter anderem auch verschiedenartige traumatrope Krümmungen zur Folge gehabt. Daß es sich in denselben um Reiz-Krümmungen handelt, kann besonders nach der Arbeit von Spalding I kaum bezweifelt werden. Ihre Auslösung könnte erfolgen, wenn durch irgend welche äußere Eingriffe im meristematischen Teile der Wurzelspitze einseitig der normale Zusammenhang der Zellen unterbrochen wird, was natürlich mit einem Durchreißen der Plasmodesmen verbunden ist, oder wenn das Cytoplasma der meristematischen Zellen direkt verletzt und teilweise desorganisiert wird, schließlich, wenn ganze Zellen oder Zellgruppen aus dem lebendigen Verbande des meristematischen Teiles der Wurzelspitze entfernt werden. In unseren Versuchen wurden sicher bei der Verwundung zahlreiche Zellen desorganisiert und getötet, in anderen Fällen absichtlich ganze Teile dem Wurzelmeristem entnommen, außerdem lokal der normale Zusammenhang zwischen einzelnen Teilen der Wurzelspitze unterbrochen, wodurch zu traumatropen Krümmungen eine genügende Veranlassung gegeben wurde.

Betrachtet man Wurzeln, welche durch einen seitlichen Einschnitt verwundet wurden, etwa 24 Stunden nach der Verwundung, so findet man, daß eine negativ traumatrope Krümmung nicht nur oberhalb, sondern auch unterhalb des Einschnittes vorhanden ist (Fig. 180 b).

Die traumatrope Krümmung verbreitet sich daher nicht nur basipetal von der Wunde, sondern auch akropetal und ruft auch

in dem unter der Wunde befindlichen Teile eine traumatrope Krümmung hervor, welche in demselben Sinne vor sich geht, wie oberhalb der Krümmung (Versuch 25). Sicher ist jedoch die traumatrope Reizung der Spitze schwächer als des oberhalb der Wunde gelegenen Wurzelteiles. Denn auch am Klinostaten streckt sich die Spitze früher als dieser Teil, wobei am Klinostaten die traumatrope Krümmung der Spitze in eine entgegengesetzt gerichtete mit dem Autotropismus zusammenhängende (vgl. Baranetzki I) übergehen kann, was jedoch nicht immer geschieht.

Ich habe gesehen, daß am Klinostaten (bei 18—22° C) die traumatrope Krümmung schon während der ersten 24 Stunden ihren Höhepunkt erreicht hat (Versuch 25). Im weiteren Verlaufe der Versuche wurde die Streckungszone gerade, bloß ganz dicht oberhalb der Wunde war eine traumatrope Krümmung (Fig. 180 *a*, *c*) noch zu beobachten.[1]) Natürlich blieb auch ein Rest der ursprünglichen Krümmung in der nicht mehr wachsenden Zone der Wurzel erhalten. Aber schon 48 Stunden nach der Verwundung gibt es ganz gerade gestreckte Wurzeln, obzwar unterdessen weder eine Heilung des Einschnittes noch eine vollständige Regeneration der neu angelegten Wurzelspitze erfolgt war. Ja es läßt sich feststellen, daß Einschnitte, welche nicht allzu tief (etwa zum Perom) in die Wurzelspitze eindringen, gar nicht geheilt werden, sondern bloß vernarben. Da wird die Wunde bloß auf eine beträchtliche Länge verzogen, allmählich differenziert sich unter ein paar äußeren callusartigen Zellschichten eine neue Epidermis, die traumatrope Krümmungsreaktion klingt schon während der ersten 24 Stunden aus. Es kann daher nicht behauptet werden, daß die traumatrope Reizung gleichzeitig mit der Regeneration ausklingt.

Burns I behauptet, daß eine einseitige Wunde einen dauernden Anlaß zur traumatropen Krümmung gibt, ehe sie geheilt wird. Mit einer Regeneration soll also auch der traumatische Reiz ausklingen. Ich möchte diese Anschauung auf Grund meiner Versuche derart modifizieren, daß der traumatische Reiz schon vor einer völligen Regeneration verschwindet und zwar etwa gleichzeitig mit dem Einsetzen der spezifischen Vernarbungs- oder Regenerationsprozesse. Damit könnte der Umstand zusammenhängen, daß Wurzeln, welche

[1]) Auch Pollock I (p. 30) hat gefunden, daß bei der traumatropen Krümmung der Wurzeln von *Vicia faba* die Zone der stärksten Krümmung nicht mit der Zone des intensivsten Wachstums zusammenfällt, nämlich der Wurzelspitze genähert ist.

schräg von unten angeschnitten werden, und bei welchen, wie wir gesehen haben, früher der Regenerationsprozeß beginnt, als bei quer angeschnittenen Wurzeln, auch früher ihre traumatropische Krümmung einstellen. Burns Anschauung, daß das verwundete Gewebe eine konstante Reizursache (ehe eine Heilung oder Regeneration erfolgt) vorstellt, müssen wir jedoch näher an der Hand unserer Versuche prüfen.

Spalding und Burns geben an, daß sich die traumatropen Krümmungen auch dann einstellen, wenn es der Wurzel durch mechanische Hindernisse (Gipsverband, Glasröhrchen) unmöglich gemacht wird, sofort nach der Verwundung zu reagieren. Ich kann diese Angaben bestätigen (Versuch 26—28). Aber es hat sich gezeigt, daß sich derartige Krümmungen an aus dem Gipsverbande befreiten Wurzeln (Versuch 26, 28) einstellen, wenn an denselben sofort nach dem Befreien der ursprüngliche Einschnitt zu einem vollständigen, die Spitze abtrennenden Querschnitt ergänzt wird, oder wenn die Spitze durch einen dicht oberhalb der ursprünglichen Wunde geführten Querschnitt abgetrennt wird. Wir haben dann Wurzeln vor uns, welche an allen Seiten gleichmäßig verwundet sind, bloß in dem Falle, wo der ursprüngliche Einschnitt nach der Entgipsung zu einem vollständigen Querschnitt ergänzt wurde, unterscheiden sich zwei entgegengesetzte Seiten der Wurzel durch das Alter der Verwundung. Sollte die jeweils vorhandene Verwundung eine kontinuierliche Reizursache vorstellen, wie das Burns meint, dann sollte in diesen Versuchen keine traumatrope Krümmung eintreten, es könnte denn höchstens in dem Falle so sein, wo die Wurzel ringsum gleichmäßig, jedoch an zwei entgegengesetzten Seiten nicht zu gleicher Zeit, verwundet wurde. Und dennoch erschien auch an diesen Wurzeln eine starke traumatrope Krümmung, welche im Sinne der ursprünglichen Krümmung vor sich gegangen ist. Diese Krümmung ging wenigstens mit derselben Intensität vor sich, wie wenn die Wurzeln nach der Befreiung aus dem Gipsverbande nicht mehr verwundet wären. Sie erreicht ihren Höhepunkt erst etwa 48 Stunden nach der neuen Verwundung. Ich kann demnach nicht dem Schluß beistimmen, zu welchem Burns (l. c.) gekommen ist, daß nämlich der Reiz nicht in die Streckungszone von der Wunde geleitet wird und hier eine längere Zeit (so lange die Wurzel verhindert ist, die Krümmung auszuführen) verbleibt. Unsere Versuche beweisen, daß tatsächlich durch die Verwundung die oberhalb der Wunde liegende Seite der Wurzel

in einen Reizzustand versetzt wird, welcher eine Reaktion veranlassen kann, auch wenn die ursprüngliche Wunde beseitigt und durch eine neue, ringsum gleichmäßige Verwundung ersetzt wird. Wir haben oben angenommen, daß vielleicht die Reizung bis zum Einsetzen der Regeneration andauert. Damit wird gemeint, daß der oberhalb der Wunde ausgelöste Zustand bloß so lange eine Reaktion herbeiführen kann, so lange noch die Regenerationsvorgänge nicht begonnen haben. Während jedoch die Regeneration (oder Wundheilung) einsetzt, wird der oberhalb der Wunde liegende Teil der Wurzel in einen anderen und zwar normalen Zustand versetzt, so daß zu einer weiteren Krümmung keine Veranlassung mehr ist. Allerdings ist es möglich und wahrscheinlich, daß der Einfluß der Verwundung eine bestimmte Zeit andauern muß, ehe die Wurzel in den abnormen Zustand versetzt wird, ja daß er bis zum Einsetzen der Regeneration kontinuierlich andauert.

Aber unsere Versuche beweisen (Versuch 29), daß schon eine relativ kurze Zeit genügt, um die Wurzel in den erwähnten Zustand zu versetzen. Jedenfalls ist nach einer bestimmten Zeit der weiter andauernde kontinuierliche Einfluß der Verwundung für die Größe der Krümmung von einer untergeordneten Bedeutung.

Außerdem wäre es möglich, daß während der Zeit, wo es der Wurzel unmöglich gemacht wird zu reagieren, der Impuls zur Reaktion durch die bestehende Wunde an gleicher Höhe erhalten wird und daß er ohne diesen andauernden Einfluß der Wunde ausklingen würde. Zur jeweiligen Ausführung der ganzen ungeschwächten Reaktion genügt jedoch der jeweilig in der motorischen Zone vorhandene Impuls.

Gegen diese Anschauung scheint der Versuch mit Glasröhrchen zu sprechen, welchen Burns in der Weise ausgeführt hat, daß er einseitig verwundete Wurzeln in Glasröhren wachsen ließ, wodurch es denselben verhindert wurde, die Krümmung auszuführen, ohne daß sie im Wachstum gehindert wären. Nachdem sie aus dem Röhrchen herausgewachsen sind, krümmten sie sich im Sinne der ursprünglichen Verwundung. Da ist zu bedenken, daß noch oberhalb der Verwundung meristematische Zellen sich befinden, deren Nachkommen die jeweilige Streckungszone zusammensetzen, wenn dieselbe das Röhrchen verläßt, möchte dasselbe noch so lang sein.

Wenn daher dieses meristematische Gewebe in einen Reizzustand gebracht wird, so kann hier derselbe sehr lang erhalten

bleiben, auch wenn er fortwährend gleichmäßig auf die meristematische und die Streckungszone verteilt wird. Denn das sich jeweilig im Streckungsstadium befindliche Gewebe besteht aus Nachkommen jener Zellen, welchen ursprünglich der Reizzustand induziert wurde. Die Folge einer in dieser Weise länger andauernden Verhinderung der traumatropen Krümmung könnte darin bestehen, daß dieselbe mit der Zeit allmählich geringer ausfallen würde. Das läßt sich jedoch nicht streng beweisen, da die Wurzeln bei ihren traumatropen Krümmungen beträchtliche individuelle Unterschiede aufweisen. Dennoch habe ich feststellen können, daß in Versuchen, wo die traumatrope Krümmung infolge einer niedrigen Temperatur bei einigen Wurzeln nicht ausgeführt wurde (Versuch 2), obzwar ein Längenwachstum möglich war, denn die Wurzeln zeigen in 7 Tagen einen Zuwachs von etwa 2,5 cm, nach dem Übertragen der Wurzel in eine höhere Temperatur schwächer ausfiel, als bei ähnlich verwundeten, eingegipsten und nach einigen Tagen (Versuch 28) befreiten Wurzeln.

Wir können daher sagen, daß infolge einer einseitigen Verwundung des Wurzelmeristems die motorische Zone der Wurzel mit einem Impuls zur Krümmung geladen wird, welcher jederzeit, wo der Wurzel die Krümmung ermöglicht wird, die Reaktion ohne weitere Zuleitung eines Reizes von der Wunde herbeiführen kann, und daß diese Reaktion mit gleicher Intensität ausgeführt wird, mag die ursprüngliche einseitige Verwundung vorhanden sein, oder mag dieselbe durch eine neue, ringsherum gleichmäßige Verwundung ersetzt worden sein.

Vergleichen wir die Größe der traumatropen Krümmung einerseits bei Wurzeln, die nach der Verwundung vertikal gestellt einer dauernd einseitigen Einwirkung der Schwerkraft ausgesetzt wurden und andererseits am Klinostaten mit horizontaler Achse rotierten, so sehen wir, daß bei diesen Wurzeln die Größe der Krümmung beträchtlich höher ausfällt als bei jenen. Der Geotropismus arbeitet also gegen den Traumatropismus, und zwar schon 24 Stunden nach der Verwundung, er beschränkt dann den Traumatropismus auf die jüngsten meristematischen Teile der Wurzel und macht ihn ganz klein. Wenn nun in einigen Fällen die geotropische Krümmung auf die Spitze beschränkt bleibt, wogegen die Streckungszone gerade fort wächst (vgl. Fig 180*a* und Burns Fig. 1), so kann das keineswegs einfach so interpretiert werden, daß der traumatische Reiz den oberhalb der Wunde gelegenen Wurzelteil in einen nicht

reaktionsfähigen Zustand versetzt hat und ihn in diesem Zustande andauernd erhält.

Die Sache ist sehr kompliziert und hängt auch mit der Frage zusammen, wo in der Wurzel die Schwerkraft perzipiert wird. Wenn dies in der Spitze geschieht, so wird keine Veranlassung zur geotropischen Krümmung vorliegen, wenn sich die Spitze in der Ruhelage befindet. Die Streckungszone kann daher geotropisch reaktionsfähig sein, aber es wird ihr kein Impuls zur Krümmung zugeleitet, weil sich die Spitze in der Ruhelage befindet.

Es scheint, daß der traumatische Reiz überhaupt nur bis zu einer bestimmten Entfernung von der Wundfläche geleitet wird. Von Anfang an bleibt die traumatrope Krümmung auf die der Spitze näher gelegenen Teile der Wachstumszone beschränkt.[1]) Es ist weiter zu beobachten, daß die traumatropisch gekrümmte Zone anfangs länger ist als während der weiteren Zeitdauer. Ob dies mit der Verminderung des Reizimpulses oder mit der Herabsetzung der Reaktionsfähigkeit der Wurzel zusammenhängt, vermag ich nicht anzugeben.

XXI. Schlußbemerkungen und Zusammenfassung der Resultate.

Die Erfahrungen, welche wir an den verschiedenartig verwundeten Wurzelspitzen gemacht haben, stehen nicht vereinzelt da. Es muß hervorgehoben werden, daß bei den Tieren für unsere meisten Versuche Analogien beobachtet wurden. Besonders an den Planarien wurden Versuche durch Voigt (I), Driesch (I), Morgan (I) und andere angestellt, welche sich unseren Versuchen direkt zur Seite stellen lassen. Die Dekapitation bewirkt bei diesen Würmern eine Neubildung des Kopfes. Eine Längsspaltung oder Längseinschnitte rufen eine Seitenregeneration oder Gabelung des Tieres hervor. Seitliche Quereinschnitte oder schräg von vorne geführte Einschnitte lösen eine Neubildung des Kopfendes an der vorderen Wundfläche aus. Durch schräg geführte Schnitte herbeigeführte Dekapitation lokalisiert die Regeneration bei *Bipalium* an den

[1]) Es könnte dies auch so aufgefaßt werden, daß die von der Wurzelspitze entfernteren Teile der Wachstumszone weniger als die vorderen oder gar nicht reaktionsfähig sind.

äußersten Teil der Wundfläche oder an die vordere Spitze, was wenigstens am Anfang der Regeneration auch bei *Planaria lugubris* zu beobachten ist. Ich verweise in dieser Beziehung auf Morgans (I) Zusammenstellung derartiger Fälle in seinem Buche über die Regeneration. Auch durch zwei schräg von vorne geführte Einschnitte, die eine Dekapitation zur Folge haben, läßt sich eine Gabelung von *Planaria* herbeiführen.

Auch die bekannten Versuche von Loeb an *Ciona intestinalis* und *Cerianthus membranaceus* führten zu Ergebnissen, welche unseren Beobachtungen an angeschnittenen Wurzeln analog sind. Das alles beweist, daß auch in der Regeneration bei den Pflanzen und Tieren weitgehende Übereinstimmungen vorhanden sein können. Zwar herrschen bei den Pflanzen Adventivbildungen, bei den Tieren echte Regenerationen vor, aber unzweifelhaft kommen auch bei den Tieren, z. B. bei den Seesternen, Vorgänge vor, die sich den pflanzlichen Adventivbildungen zur Seite stellen lassen.

Bei den Pflanzen liegen die Verhältnisse wohl viel einfacher als bei den Tieren, aber immerhin sind dieselben noch so kompliziert, daß man sich vorerst wird damit begnügen müssen, die maßgebenden äußeren und die feststellbaren inneren Faktoren kennen zu lernen, welche den Regenerationsvorgang auslösen und bedingen.

Ich habe mich bemüht, in den vorstehenden Zeilen einige von diesen Faktoren festzustellen. Sollte mir dies gelungen sein und sollte mein Buch einen noch so geringen Fortschritt in unserer Kenntnis der Regenerationsvorgänge bedeuten, so habe ich mein Ziel erreicht.

Zum Schluß will ich eine Übersicht der wichtigsten Resultate meiner Untersuchungen geben.

1. Die Neubildung der Wurzelspitze geht bei quer dekapitierten Wurzeln ringsherum an der Wundfläche gleichmäßig vor sich, und es resultiert direkt ein radiäres Regenerat. Das Dermatogen und die äußersten Rindenschichten nehmen an der Regeneration nicht teil. Dieselbe beginnt mit der Differenzierung einer Callushypertrophie, welche zu einer provisorischen Wurzelhaube wird, und in der bei typischen Wurzeln früh ein Statocytenkomplex erscheint. Hierauf differenziert sich ein bogenförmiges Meristem an der Grenze zwischen der Callushypertrophie und dem Wurzelmeristem, an seinem Scheitel entsteht der neue Vegetationspunkt. Längsteilungen und Bogenteilungen müssen dabei im Perikambium nicht vor sich gehen

(*Vicia faba*). Die Initialengruppe ist von Anfang an radiär, die Mehrzahl ihrer Zellen entsteht aus dem Plerom, die peripheren Initialen bilden sich jedoch auch aus Periblemelementen.

2. Mit steigender Entfernung vom Vegetationspunkt nimmt zunächst die Regenerationsfähigkeit der äußeren Periblemschichten ab, so lange sie jedoch den mittleren Pleromzellen zukommt, wird von Anfang an ein radiär beschaffenes Regenerat gebildet. Sobald die zentralen Pleromreihen die Fähigkeit verloren haben, sich gleichmäßig mit den Perikambial- und den demselben anliegenden Periblem- und Pleromschichten zu verlängern, entsteht ein ringförmiger meristematischer Callus, welcher (bei *Vicia faba*) nie zu einer einheitlichen Spitze verschmilzt, sondern einer oder mehreren neuen Spitzen dadurch Ursprung gibt, daß der Ringwall an einer oder mehreren (meist zwei) Stellen kräftiger zu wachsen beginnt, und an diesen Stellen radiären Wurzelspitzen Ursprung gibt. Sobald die inneren Rinden- und äußeren Pleromschichten die Fähigkeit verloren haben, an der Regeneration teilzunehmen, ist ein Ersatz der verlorenen Spitze nur durch Bildung von Seitenwurzeln möglich, deren Ursprung in dem Perikambium liegt. Dem bei der partiellen Regeneration entstandenen Ringwall kann auch ein ringförmiger Statocytenkomplex anliegen.

3. Wird der Dekapitationsschnitt schräg geführt, so wird der Regenerationsvorgang in die äußerste Spitze des Wurzelstumpfes verlegt, er geht bloß an einem beschränkten Teile der Wundfläche vor sich. Dennoch entsteht auch hier ein radiäres Transversalmeristem. Diese Lokalisierung des Regenerationsvorganges gelingt auch dann, wenn sich der ganze Schnitt in der Zone der direkten Regeneration befindet. Man kann auch die obere Hälfte der Wundfläche zur Regeneration zwingen, wenn man dieselbe von der unteren durch einen Längsschnitt (es genügt schon ein 0,25 mm langer) trennt. In der Zone der direkten Regeneration muß die Wundfläche einen größeren Winkel mit der Querrichtung schließen, wenn die Beschränkung der Regeneration auf den unteren Teil der Wundfläche bewirkt werden soll, als in jenen Partien, die nur der partiellen Regeneration fähig sind. Hier genügt schon eine ganz geringe Neigung der Wundfläche (15—20 °), um dies zu bewirken.

4. Die Wurzeln von *Ficaria verna*, welche zu Knollen bestimmt sind, regenerieren in der ersten Hälfte ihrer Wachstumsperiode ganz gut. Hierauf verlieren sie die Regenerationsfähigkeit, obzwar

sie wachstumsfähig sind und ihre Zellen recht viele Teilungen noch erfahren können.

5. Die Luftwurzeln von *Dendrobium nobile* regenerierten nach einer Dekapitation oder nach Verwundungen durch Quereinschnitte nicht, obzwar in ihren meristematischen Zellen noch zahlreiche Teilungsfiguren zu sehen waren.

6. *Allium cepa* regeneriert etwa wie *Zea Mais*, doch wird bei ihm die provisorische Haube und der Statocytenkomplex ziemlich spät gebildet. Wird der Dekapitationsschnitt in einer größeren Entfernung vom Vegetationspunkt geführt, so erscheinen in den größeren Gefäßanlagen des Zentralzylinders hyperchromatische Kernteilungen.

7. In den Wurzeln von *Euphorbia lathyris* reichen die Milchröhren bis in den Vegetationspunkt. Die Initialengruppe bildet hier ein Transversalmeristem. Wird die Wurzel dekapitiert, so gelangen in den neuen Vegetationspunkt bloß Milchröhren, die im Plerom verlaufen, diejenigen des Periblems geraten in die lateralen Teile der Wurzelhaube. Es werden nun auf dieselbe Weise wie im Embryo die im Regenerat fehlenden Milchröhren durch Differenzierung von neuen Initialen gebildet. Auf diese Weise werden auch Milchröhren im Plerom ersetzt, wenn sie hier abgetötet werden. Dasselbe geschieht auch in neuen Wurzelspitzen, deren Bildung durch Quereinschnitte veranlaßt wurde.

8. Die untersuchten Farnwurzeln regenerieren weder nach einer Dekapitation, noch nach einer Längsspaltung. Sie zeigen jedoch eine auffallende Callusbildung an der Wundfläche, es differenziert sich auch ein Transversalmeristem, welches besonders im Plerom auffallend ist, durch dessen Tätigkeit einerseits Zellen an den Callus, andererseits an den Wurzelkörper abgegeben werden. In dem Callus wird keine Statolithenstärke abgelagert, eine dekapitierte Wurzel verliert für immer ihren Geotropismus. Sie stellt auch schließlich ihr Wachstum ein. Es werden in den dekapitierten Wurzeln mehr Seitenwurzelanlagen gebildet als in einer intakten Wurzel, wo dieselben immer nur an der Vorderkante der betreffenden Segmente gebildet werden. Auch die großen Gefäß-(Tracheiden)-Anlagen werden durch die Verwundung zu reichlichen Teilungen in jener Zone angeregt, wo sich das Transversalmeristem differenziert. In einer dekapitierten Wurzel wurden reichliche hyperchromatische Teilungen beobachtet.

9. Die Neubildung einer Spitze läßt sich nicht nur durch eine Dekapitation, sondern auch durch genügend tief reichende, quer oder schräg von unten geführte Einschnitte auslösen. Obzwar dabei die Wundfläche keine radiäre Beschaffenheit hat, so wird dennoch ein radiärer Vegetationspunkt entwickelt. Quereinschnitte müssen ein wenig tiefer als zur Mitte des Pleroms geführt werden, wenn die Bildung einer neuen Spitze ausgelöst werden soll. Bei schräg von unten geführten Einschnitten genügt dazu ein eben zur Mitte des Pleroms reichender Einschnitt. Die ursprüngliche Spitze krümmt sich aktiv zur Seite, sie kann, wenn sie nicht in einer genügend starken Verbindung mit dem Wurzelkörper steht, ihr Wachstum einstellen und sogar abgestoßen werden, wozu sich eine spezielle Trennungsschicht bildet. Oder sie kann eine Zeit lang weiter wachsen, jedoch auch ein andauerndes Wachstum aufweisen. Die neue Spitze stellt nach ihrer Anlage entweder ihr Wachstum ein oder sie wächst eine Zeit lang und hört erst dann auf zu wachsen, schließlich kann sie auch gleich stark mit der ursprünglichen Spitze, eventuell viel stärker wachsen. Sie ersetzt dann die alte Spitze und nimmt auch ihre strukturelle und physiologische Beschaffenheit an. Jede Spitze, welche ihr Wachstum einstellt, verliert ihre Statolithenstärke, sie kann jedoch zu einem neuen Wachstum angeregt werden, wenn rechtzeitig die kräftigere Spitze abgeschnitten wird, so daß keine direkte Regeneration möglich ist. Dann kehrt die Statolithenstärke, das Wachstum und die geotropische Orientierungsfähigkeit in die ruhende Spitze zurück. Voraussetzung ist, daß sie mit dem Wurzelkörper durch Pleromelemente in Verbindung steht.

10. Durch schräg von unten geführte Einschnitte kann auch die Anlage von zwei neuen Spitzen angeregt werden, eine entsteht aus dem Seitenlappen, die andere aus den dem Perikambium anliegenden Pleromzellen, wenn der Schnitt bis in die Nähe desselben geführt wurde. Für gewöhnlich wächst nur eine neue Spitze weiter.

11. Wird die Wurzel durch einen schräg von oben genügend tief geführten Einschnitt verwundet, so kann eine interkalare Regeneration ausgelöst werden, welche darin besteht, daß sich die prov. Haube und das Transversalmeristem in der intakten Wurzelhälfte und nicht an der Wundfläche differenziert, und zwar interkalar im Wurzelmeristem, so daß es eine die alte Spitze von dem oberhalb des Einschnittes gelegenen Wurzelmeristem trennende

Zone bildet. Die ursprüngliche Spitze stellt ihr Wachstum ein, ihre Statolithenstärke verschwindet.

12. Wird die Wurzel durch zwei in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten quer oder schräg von unten geführte Einschnitte verwundet, die etwa zu einem Viertel des Pleromdurchmessers reichen, so werden ebenfalls regenerative Vorgänge ausgelöst. Es werden, wo die beiden Einschnitte gleich tief reichen, zwei neue Spitzen gebildet, wo einer tiefer reicht, nur eine. Reichen die Einschnitte bis in ein Drittel des Pleroms, so wird eine einheitliche Spitze entwickelt. Ein Teil der Haube entsteht an den oberen Wundflächen der beiden Einschnitte, der übrige entsteht interkalar in dem die Wurzelspitze und das oberhalb der Einschnitte befindliche Meristem verbindenden Gewebe. Durch schräg von unten geführte Einschnitte wird eine Neubildung von zwei neuen Spitzen leichter als durch Quereinschnitte ausgelöst.

13. Wird die Wurzel durch zwei von entgegengesetzten Seiten, jedoch nicht in gleicher Höhe geführte Quereinschnitte verwundet, so muß jeder Einschnitt tiefer als zur Mitte des Pleroms reichen, wenn eine Bildung von zwei Spitzen ausgelöst werden soll. Wenn sich beide Einschnitte in der Zone der direkten Regeneration befinden, so kann durch beide die Bildung einer neuen Spitze ausgelöst werden. Ist der höhere in der Zone der partiellen Regeneration geführt worden, so wird die Regeneration an diesem Einschnitt durch die direkte an dem unteren Einschnitte vor sich gehende verhindert. Soll dennoch eine partielle Regeneration stattfinden, so muß der obere Einschnitt fast das ganze Plerom durchdrungen haben. Durch zwei (oder mehr) übereinander geführte Quereinschnitte wird immer nur ein Regenerationsvorgang ausgelöst.

14. Zwei neue Spitzen werden auch gebildet, wenn die Wurzel durch zwei schräg von unten geführte Einschnitte dekapitiert wird. Jene Spitze, welche mehr Pleromelemente enthält, oder welche aus jüngeren Zellen bestand, wächst schneller und kann die zweite überhaupt zum Einstellen des Wachstums bringen. Durch zwei schräg von oben geführte Schnitte dekapitierte Wurzeln bilden ziemlich schnell eine einzige Spitze, die jedoch anfangs stark abgeflacht erscheint. Erst nachdem das Transversalmeristem radiär geworden ist, erscheinen die durch seine Tätigkeit neu entstehenden Zonen ebenfalls radiär.

15. Wird eine Wurzel dekapitiert und gespalten, so verwachsen die Spalthälften nie nachträglich, auch wenn der Längsschnitt nur

0,25 mm lang war. Es werden zwei neue Vegetationspunkte in gleicher Zeit wie nach einer Dekapitation oder einer einfachen Längsspaltung gebildet.

16. Auch bei einer Längsspaltung geht eine Neubildung der Initialengruppe vor sich, denn die ursprüngliche wird während der Seitenregeneration umgelagert. Die Seitenregeneration ist bloß in der Höhe des Vegetationspunktes vollkommen, d. h. nur hier wird ein radiäres Transversalmeristem gebildet. Das Wurzelmeristem selbst regeneriert immer unvollkommen. Radiär erscheinen erst die durch die Tätigkeit des neuen Transversalmeristems gebildeten Zonen.

17. Es gibt aber auch Fälle, wo kein radiäres Transversalmeristem gebildet werden kann, so z. B. wenn die Wurzel schräg dekapitiert wird und die Wundfläche durch einen Längsschnitt in eine obere und untere Partie geteilt wird. An der oberen Partie entsteht meist, besonders wenn der schräge Schnitt einen genügend großen Winkel mit der Querrichtung schließt, ein Regenerat, das kein radiäres Transversalmeristem bilden kann und nach einer bestimmten Zeit sein Wachstum einstellt.

18. Der Regenerationsvorgang kann auch durch Hemmung der Ernährung an bestimmte Teile der Wundfläche lokalisiert werden. Das erscheint auffallend, wenn die Wurzeln dekapitiert und durch Einschnitte, welche dicht oberhalb der Dekapitationswundfläche geführt wurden, verwundet werden. An der Dekapitationswundfläche wird dann der Regenerationsvorgang immer zur intakten Seite verschoben. Bei genügend tiefen Einschnitten kann die an der Dekapitationswundfläche vor sich gehende Regeneration früh eingestellt werden. Sonst können zwei Regenerationen an einer dekapitierten Wurzel ohne Verzögerung vor sich gehen. Soll an einer dekapitierten Wurzel durch einen seitlichen Einschnitt eine Regeneration ausgelöst werden, so muß derselbe ebenso beschaffen sein wie an einer intakten Wurzel.

19. Wurzeln, die gespalten und durch seitliche Einschnitte verwundet wurden, können neben einer Seitenregeneration noch Regenerationen an den oberen Wundflächen aufweisen, so daß dann eine Wurzel vier Wurzelspitzen besitzen kann.

20. Durch Bildung von Seitenwurzeln, welche in der nächsten Nähe der Wundfläche vor sich geht, wird die direkte Regeneration nicht beeinträchtigt, auch wenn diese Anlagen schon unter natürlichen Bedingungen, z. B. bei *Cucurbita pepo*, sehr nahe an dem

Vegetationspunkt erscheinen. Dagegen konnte eine partielle Regeneration an diesen Wurzeln durch Quereinschnitte in keinem Fall ausgelöst werden. Die ganz jungen Seitenwurzelanlagen regenerierten ebenfalls nicht.

21. Soll eine Regeneration normal vor sich gehen, so muß sie an einem Gewebekomplex stattfinden, welcher zunächst aus einer genügend großen Anzahl von Zellreihen besteht. Ist das nicht der Fall, so geht die Regeneration sehr langsam vor sich, häufig stellt das Regenerat auch früh sein Wachstum ganz ein. Es darf also die Zahl der regenerierenden Elemente nicht unter ein bestimmtes minimales Maß sinken. Zweitens müssen ganz bestimmte Gewebearten in dem regenerierenden Gewebekomplex vorhanden sein, und zwar das Perikambium und die ihm anliegenden Plerom- sowie Periblemschichten. Das Perikambium ist unumständlich notwendig, durch dasselbe werden die Regenerationsvorgänge eingeleitet, so daß sie auch in Gewebestreifen erscheinen können, welche fast keine Pleromelemente enthalten. Dieselben werden aber früh eingestellt.

22. Auch dann lassen sich Gewebestreifen ohne Plerom nicht zur Weiterentwicklung bringen, wenn sie das einzige Meristem sind, welches der Wurzelkörper besitzt. Wenn also die Regenerationsvorgänge durch das Perikambium eingeleitet werden, so hängt von der Anwesenheit einer genügenden Anzahl von Plerom- und wahrscheinlich auch Periblemelementen die weitere Entwicklungs- und Wachstumsfähigkeit des Regenerates ab.

23. Die Regeneration wird immer ausgelöst, wenn in einer bestimmten Höhe mehr als die Hälfte der Perikambialzellen durchschnitten wird. Folglich können auch durch zwei in gleicher Höhe bis zu einem Viertel des Pleroms reichende Einschnitte Regenerationsvorgänge ausgelöst werden, wogegen dies durch einen Einschnitt nur möglich ist, wenn er tiefer als zur Mitte des Pleroms reicht. In Längshälften ruft schon ein bis zur Mitte des Pleroms reichender Quereinschnitt, wenn er von der intakten Seite geführt wird, eine Regeneration hervor. Geschieht dies von der verwundeten Seite, oder von einer der beiden Kanten aus, so muß der Einschnitt über die Mitte des Pleroms reichen, wenn eine Regeneration erscheinen soll.

24. Es kommt bei der Auslösung der Regeneration weder auf den Wundreiz an sich, noch auf die Anhäufung von Nährstoffen an der Wundfläche an, vielmehr auf die Unterbrechung oder eine ge-

nügend starke Hemmung der korrelativen Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt (der Initialengruppe) und dem Wurzelmeristem. Analog wird an dekapitierten und angeschnittenen Wurzeln durch seitliche Einschnitte eine Regeneration ausgelöst, wenn die Korrelation zwischen dem oberhalb und unterhalb des Einschnittes befindlichen Meristem genügend gehemmt wird.

25. Doch kann sich eine Hemmung der korrelativen Beziehungen mit einer starken Anhäufung von Nährstoffen derart kombinieren, daß sie dann eine Regeneration auslösen können, wo jeder von den beiden Faktoren allein es nicht tun könnte. Das ist der Fall z. B. in Versuchen, wo die Wurzel schräg von unten bis zur Mitte des Pleroms angeschnitten wird, wodurch eine Regeneration ausgelöst wird, wogegen das nach Quereinschnitten nur dann geschieht, wenn dieselben über die Mitte des Pleroms reichen. Auch die Lokalisation der Regenerationsvorgänge an schräg dekapitierten Wurzeln und die interkalare Regeneration an schräg von oben angeschnittenen Wurzeln läßt sich zum Teil so erklären.

26. Nachträgliche Verwachsungen finden an verwundeten Wurzeln sehr selten statt. Ein ringförmiges Regenerat, welches an einer dekapitierten und mit einer zentral ins Plerom eingestoßenen Glasnadel versehenen Wurzel entstanden ist, ist in unseren Versuchen spontan nie verwachsen. Auch die Heilung von nicht allzu tiefen Einschnitten geschieht weniger durch Verwachsung als durch Bildung eines Wundgewebes, das in Form eines keilförmigen Gewebes nach Verwundung des Perikambiums entsteht und eine vollständige Wundheilung herbeiführen kann. Dies ist jedoch nur in den meristematischen Wurzelteilen der Fall.

27. Eine Seitenregeneration kann im Wurzelmeristem durch bloße Längseinschnitte hervorgerufen werden, wenn nur dieselben bis ins Perikambium oder dicht an dasselbe treffen. Sie geht von Regenerationsvorgängen im Vegetationspunkt ganz unabhängig vor sich. Wird durch Längseinschnitte mehr als die Hälfte des Pleroms durchschnitten, so teilt sich dasselbe in zwei geschlossene Partieen, die durch Rindengewebe verbunden bleiben. Auch das kann unabhängig vom Vegetationspunkt geschehen. Ein bloßes Durchschneiden (durch Längseinschnitte) der Perikambialschicht an zwei gegenüberliegenden Seiten führt keine Teilung des Pleroms herbei. Das Transversalmeristem wird geteilt, wenn ein Einschnitt tiefer als zu seiner Mitte eindringt. Dasselbe kann durch zwei etwa in ein Drittel des Transversalmeristems eindringende Längseinschnitte

erreicht werden. Die beiden Vegetationspunkte können lange durch eine gemeinsame Rinde bis fast an die Haube verbunden bleiben.

28. In einigen Versuchen wurden unzweifelhafte Fälle beobachtet, wo die Zellreihen in umgekehrter Richtung an der Regeneration teilnahmen, so zwar, daß sich Zellreihen aus der ursprünglichen Spitze direkt bis in den an der oberen Wundfläche eines Quereinschnittes entstandenen Vegetationspunkt verfolgen ließen.

29. Bei *Ricinus* entsteht zuweilen auch an der unteren Wundfläche eines Quereinschnittes ein Callus, welcher dem bei der partiellen Regeneration gebildeten sehr ähnlich ist.

30. Die mehrkernigen Zellen, welche im Plerom von *Ricinus* vorkommen, nehmen an der Regeneration nicht teil.

31. Die Regeneration ist immer mit einer bedeutenden Wachstumshemmung verbunden.

32. Sie hängt von äußeren Faktoren besonders in ihren letzten (Ausgestaltungs-)Phasen in bedeutendem Grade ab, wie das schon Simon gefunden hat. Doch können auch die ersten zwei Phasen durch äußere Bedingungen beeinflußt werden. Die äußeren Faktoren haben in unseren Versuchen den Regenerationsvorgang, nur was seine Dauer betrifft, beeinflußt, nicht jedoch seine Qualität verändert.

33. Werden angeschnittene Wurzeln eingegipst, so verwachsen die Wundflächen des Einschnittes niemals. An der angeschnittenen Seite der Wurzel sinkt während des Verweilens der Wurzel im Gipsverbande die Regenerationsfähigkeit derart, daß, wenn man nach dem Befreien der Wurzel den Einschnitt zum völligen Querschnitt ergänzt, die Regeneration auf die neue Wundfläche beschränkt bleibt. In ähnlichen, jedoch nicht dekapitierten Wurzeln geht die Regeneration nach dem Befreien aus der Gipshülle oft interkalar vor sich.

34. Die Statocyten sind durch spezifische Eigenschaften ausgezeichnet, welche in einer spezifischen Beschaffenheit ihres Protoplasmas begründet sind. Ihre Differenzierung wird bei jeder Regeneration angestrebt, sie bleibt jedoch immer aus, wo keine Regeneration vor sich geht. Die charakteristischen Eigenschaften der Statocyten können sehr schwer oder überhaupt nicht rückgängig gemacht werden.

35. Die geotropische Orientierungsfähigkeit der regenerierenden Wurzeln kehrt nicht mit dem Erreichen eines bestimmten Differenzierungsstadiums des Vegetationspunktes zurück, sondern immer

mit dem Erscheinen der Statolithenstärke. Dem tonischen Einfluß des Vegetationspunktes kommt ebenfalls eine, obzwar untergeordnete Bedeutung für den Geotropismus der Wurzel zu.

36. Unter besonderen Umständen ist auch die Wurzelhaube geotropisch reaktionsfähig.

37. Die traumatropen Krümmungen können ausgeführt werden, auch wenn die Seitenwunde zu einer rings herum gleichmäßigen Verwundung nachträglich erweitert wird, ja auch wenn die Wurzel oberhalb der seitlichen Verwundung dekapitiert wird. Die motorische Zone wird daher mit einem Impuls geladen, welcher (besonders wenn der Wurzel vorher durch mechanische Hemmung die Ausführung der Reaktion unmöglich gemacht wurde) eine ungeschwächte Reaktion (ohne einen gleichzeitig vor sich gehenden Einfluß der Verwundung selbst) veranlassen kann.

XXII. Versuche.

Versuch 1.

A) 1—1,5 cm lange Keimwurzeln wurden durch zwei schräg nach oben geführte Einschnitte verwundet. Der erste setzte in der Höhe des Transversalmeristems ein und wurde etwa 0,8 mm hoch ein ganz wenig über die Mitte des Pleroms geführt. Der zweite wurde von der entgegengesetzten Seite geführt, setzte 2 mm hinter dem Transversalmeristem ein und wurde 1,5 mm hoch ebenfalls ein wenig über die Mitte des Pleroms geführt. Es entstanden so zwei Seitenlappen. Nach zwei Tagen ist die ursprüngliche Wurzelspitze zur Seite gekrümmt und enthält keine Stärke mehr, aus dem unteren Seitenlappen beginnt sich eine neue Spitze zu bilden. Er enthält mäßig viel Stärke, die leicht beweglich ist. Ungefähr ebensoviel Stärke enthält der obere Seitenlappen, der jedoch nicht regeneriert, er ist jedoch meist stark angeschwollen. Die beiden Seitenlappen sind von einander 1,2—1,5 cm entfernt.

B) Ähnliche Wurzeln wurden durch einen schräg nach oben geführten, in der Höhe des Transversalmeristems einsetzenden Einschnitt verwundet, außerdem wurde von der entgegengesetzten Seite ein Einschnitt schräg nach unten geführt, welcher 3,5—4 mm hinter dem Transversalmeristem einsetzte und etwa 1,5 mm schräg nach unten ein wenig über die Mitte des Pleroms geführt wurde. Diese Wurzeln wuchsen ein wenig schneller, die Entfernung zwischen beiden Einschnitten betrug nach zwei Tagen 1,4—2 cm. Die ursprüngliche Wurzelspitze ist zur Seite gekrümmt und enthält meist keine Stärke mehr oder höchstens Spuren von derselben in ihrer Haube. Hingegen bildet sich der untere Seitenlappen zu einer neuen Spitze um und enthält eine reichliche Statolithenstärke. Der obere Seitenlappen enthält gar keine Stärke.

Diese Ergebnisse können leicht durch die Annahme erklärt werden, daß die in die Wurzelspitze strömenden Nährstoffe longitudinal (akropetal) am leichtesten, in akropetal schräger Richtung schon schwieriger, aber immerhin noch mit ausgiebiger Intensität, schräg basipetal und longitudinal basipetal gar nicht geleitet werden. Daher müssen sich in Seitenlappen, die durch schräg nach oben geführte Einschnitte hergestellt werden, Baustoffe ansammeln, nicht jedoch in solchen, wo der Einschnitt schräg nach unten geführt wurde. Entlang der oberen Wundfläche eines solchen Einschnittes strömen dann die Nährstoffe in die entgegengesetzte Hälfte der Wurzel.

Versuch 2.

2,5 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen etwas über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet, in Sägespäne eingepflanzt und bei einer Temperatur von 4—7 ° C. kultiviert. Nach 7 Tagen waren die Wurzeln im Durchschnitt 5 cm lang, die Wundflächen klaffen nicht von einander, sie zeigen auch keine Regeneration oder Callusbildung. Von 12 Wurzeln sind 5 Wurzeln gerade, die übrigen traumatropisch gekrümmt. Die Wurzeln wurden sodann in eine Temperatur von 18—21 ° C. übertragen. Nach 24 Stunden sind alle Wurzeln traumatropisch gekrümmt, die Wundflächen klaffen von einander, die Wurzelspitze krümmt sich zur Seite. An der oberen Wundfläche beginnt die Callusbildung. Nach weiteren 24 Stunden sind an einigen Wurzeln schon neue Spitzen regeneriert. Die traumatrope Krümmung hat nicht während der letzten 24 Stunden zugenommen, der Endteil der Wurzel (die alte Spitze ausgenommen) ist gerade. Nochmals nach 24 Stunden ist an allen Wurzeln eine neue Spitze entwickelt, die alte Spitze ist ganz zur Seite gekrümmt.

Versuch 3.

1,2 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden:

a) durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem bis über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet, auf 1 St. in 0,75 % Chloralhydrat gegeben, ausgewaschen und in Sägespänen weiter kultiviert;
b) auf eine Stunde in 0,75 % Chloralhydrat gegeben, durch einen ähnlichen Quereinschnitt verwundet, ausgewaschen und in Sägespänen weiter kultiviert;
c) durch einen Quereinschnitt verwundet und ohne weiteres in Sägespänen kultiviert;
d) ohne Verwundung und Chloralbehandlung in Sägespänen kultiviert.

Nach 24 Stunden beträgt die Länge der Wurzeln:

a) 1,3 1,4 1,5 1,6 1,9 cm. Die Wurzeln sind stark traumatropisch gekrümmt;
b) 1,6 1,6 1,7 1,7 1,9 cm. Die traumatrope Krümmung ist schwächer als bei den Wurzeln a);
c) 2,3 2,5 2,5 2,6 2,8 cm. Die traumatrope Krümmung ist schwächer als bei den Wurzeln b);
d) 3 3,2 3,4 3,5 4 cm.

Nach 48 Stunden beträgt die Länge der Wurzeln:

a) 2,2 2,3 2,3 2,5 3 cm;
b) 2 2,3 2,5 2,9 3,5 cm;

c) 3,2 3,5 4,5 4,5 4,5 cm;
d) 5,2 5,9 6,2 6,4 6,8 cm.

Nach 72 Stunden:

a) 2,5 2,5 3 3,5 3,5 cm. Von einer Regeneration ist noch nichts zu bemerken;
b) 2,5 2,5 3,1 3,2 4,2 cm. Ebenfalls keine Regeneration;
c) 4,5 5 6,2 6,5 6,6 cm. Alle Wurzeln besitzen eine deutliche Anlage der neuen Spitze;
d) 7,5 8,5 9 9,5 11 cm.

Nach 96 Stunden:

a) 3,5 3,7 4 4 4 cm. Zwei Wurzeln weisen keine Anlage der neuen Spitze auf, die Wundfläche ist verzogen, zweie zeigen einen Callus mit nicht beweglicher Stärke, eine einzige Anlage einer neuen Spitze mit einiger Statolithenstärke. Alle sind unregelmäßig gekrümmt.
b) 3,5 3,5 4 5 5,5 cm. Zwei Wurzeln besitzen eine deutliche Anlage zur neuen Spitze, zweie einen Callus, eine nicht einmal diesen. Die Krümmung ist schwächer als in a).
c) 8 8 8 8,3 10 11 cm. Alle fünf Wurzeln besitzen eine deutliche neue Wurzelspitze, die alte bildet ein seitliches Anhängsel. Die Wurzeln sind gerade.

Versuch 4.

1 cm lange Wurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen etwas über die Mitte des Pleroms reichenden Quereinschnitt verwundet und in Sägespänen bei 18—21° C. weiter kultiviert. Unter denselben Bedingungen befanden sich normale, nicht verwundete Wurzeln, welche ebenfalls ursprünglich 1 cm lang waren. Nach je 24 Stunden wurde die Länge der Wurzeln bestimmt.

a) Länge der normalen Wurzeln nach
24 St. 22, 25, 27, 27, 29, 31 mm, durchschnittlich 27 mm;
48 St. 43, 46, 48, 49, 52, 60 mm, „ 50 mm;
72 St. 70, 70, 74, 76, 78, 80 mm, „ 75 mm;
96 St. 108, 109, 115, 115, 119, 125 mm, „ 115 mm.

b) Länge der verwundeten Wurzeln nach
24 St. 23, 23, 23, 24, 25, 25 mm, durchschnittlich 24 mm;
48 St. 35, 38, 40, 41, 41, 44 mm, „ 40 mm;
72 St. 50, 55, 60, 60, 66, 70 mm, „ 60 mm;
96 St. 70, 71, 75, 75, 81, 100 mm, „ 79 mm.

Versuch 5.

1 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen etwas über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet und dann in Sägespänen bei 18—21° C. weiter kultiviert. Nach 4 Tagen waren an den oberen Wundflächen ganz deutlich neue Spitzen ausgebildet, die alten als seitliche Anhängsel vorhanden. Die Länge der neuen Spitzen betrug 0,5—0,7 mm, diejenige der alten etwa 1—1,2 mm. Die neuen Spitzen wurden abgeschnitten, die Länge der Wurzeln bestimmt, worauf dieselben in Sägespäne kamen. Zum Vergleiche wurden unter denselben Verhältnissen (T = 18—21° C.) ähnliche

Wurzeln, jedoch ohne daß ihnen die neuen Spitzen abgeschnitten gewesen wären, kultiviert. Diese sollen als intakte Wurzeln bezeichnet werden. Nach je 24 Stunden wurden die Zuwächse der Wurzeln bestimmt.

a) Intakte Wurzeln messen ursprünglich (4 Tage nach der ersten Verwundung)
60, 65, 70, 70, 75, 75, 75, 76 mm,
nach 24 St. 79, 80, 82, 85, 90, 90, 95, 102 mm,
nach 48 St. 90, 90, 97, 100, 103, 105, 110, 123 mm.

Die neuen Spitzen dieser Wurzeln waren 2—4 mm lang. Wurzeln, welche nicht so tief ursprünglich verwundet wurden, und daher keine neue Spitze gebildet hatten, maßen 6 Tage nach der Verwundung
120, 125, 135, 141, 145, 147, 154, 160 mm.

b) Wurzeln, welche der neuen Spitze beraubt wurden, messen bei der Dekapitation
60, 65, 71, 75, 75, 80, 80, 90 mm,
nach 24 St. 65, 75, 80, 92, 95, 100, 100, 101 mm,
nach 48 St. 70, 85, 93, 99, 105, 107, 110, 115 mm,
die alten Spitzen 1,2 4 1 1,5 1 6 1,2 1,2 mm.

Die alte Spitze der zweiten und der sechsten Wurzel haben sich beträchtlich verlängert, sie krümmen sich auch positiv geotropisch. Mikroskopisch untersucht weisen dieselben in ihren Hauben reichliche Statolithenstärke auf. Die übrigen Wurzeln zeigen eine Regeneration der neuen Spitze, die alte wächst nicht, ihre Haube enthält keine Statolithenstärke. Es regenerieren die neue Spitze jene Wurzeln, welchen bei der Dekapitation noch ein meristematisches Gewebe übrig blieb, so daß eine direkte Regeneration möglich ist. Dieses ist schon 48 Stunden nach der Dekapitation in reger Teilung begriffen, es bildet eine provisorische Wurzelhaube, in welcher bei einigen Wurzeln schon Statolithenstärke vorhanden war. Auf die Größe der Pleromverbindung zwischen der alten Spitze und der Wurzel kommt es dabei nicht streng an. Wurde bei der Dekapitation alles zur neuen Spitze gehörige meristematische Gewebe abgeschnitten, so tritt keine Regeneration (auch nicht eine partielle) ein und die neue Spitze beginnt wieder zu wachsen.

Versuch 6.

2 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden bei 18—21° C.

a) intakt in Sägespäne eingepflanzt,
b) etwa zur Mitte des Pleroms und
c) etwa in ein Drittel des Pleroms durch einen Quereinschnitt dicht oberhalb des Transversalmeristems verwundet,
d) durch einen 1,7—2 mm von der Spitze entfernt durch einen bis zur Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet,
e) durch einen schief von unten (Fig. 1 b) und
f) durch einen schief von oben (Fig. 1 c) etwa zur Mitte des Pleroms geführten Einschnitt verwundet.

Nach je 24 Stunden wurde die Länge der Wurzeln gemessen. Dieselbe betrug nach

24 St. a) 30, 36, 39, 41, 43 mm,
b) 36, 40, 42, 43, 43 mm,
c) 38, 39, 40, 41, 41 mm,

d) 30, 34, 35, 35, 35 mm,
e) 30, 30, 35, 35, 41 mm.

Alle Wurzeln in a)—e) waren negativ traumatropisch gekrümmt. Am geringsten war die Krümmung in e).

Nach 48 St. a) 55, 55, 59, 67, 70 mm,
b) 62, 62, 63, 65, 65 mm,
c) 59, 65, 65, 69, 69 mm,
d) 42, 45, 50, 60, 60 mm,
e) 45, 46, 49, 50, 52 mm,
f) 55, 63, 65, 67, 70 mm.

Die Wurzeln in b)—c) waren meist gerade, oder ihre traumatropen Krümmungen waren kaum merklich. Bei den Wurzeln d) war die Wunde schon 3—4 mm von der Spitze entfernt, an der oberen Wundfläche bildete sich ein Callus aus. Auch die Wurzeln e) und f) waren bis auf ihre ursprünglichen Spitzen gerade.

Nach 72 St. a) 85, 85, 92, 100, 101 mm,
b) 79, 85, 90, 90, 98 mm,
c) 80, 85, 93, 95, 105 mm,
d) 50, 57, 60, 60, 70 mm,
e) 53, 60, 60, 63, 70 mm,
f) 85, 85, 88, 89, 90 mm.

Unter den Wurzeln b) zeigt nur die 79 mm lange eine Neubildung der Spitze, bei den übrigen verzieht sich bloß die obere Wundfläche in die Länge. Bei den Wurzeln d) vergrößert sich der Callus nicht mehr. Die Wurzeln sub e) haben alle neugebildete Spitzen. Unter den Wurzeln f) findet keine Neubildung der Spitze statt.

Nach 96 St. a) 100, 101, 102, 130, 132 mm,
b) 98, 110, 112, 115, 120 mm,
c) 100, 100, 130, 130, 132 mm,
d) 70, 72, 74, 80, 90 mm,
e) 70, 70, 70, 72, 85 mm,
die neuen Spitzen messen 4, 3, 5, 5,5 7,2 mm,
die alten Spitzen messen 2, 2, 1,5 2,5 3 mm,
f) 90, 105, 110, 120, 130 mm.

Bei den Wurzeln c) ist die Wunde schon beträchtlich in die Länge gezogen bei jenen sub d) ist sie 20, 20, 29, 32, 34 mm von der Spitze entfernt. Bei den Wurzeln e) bildet die alte Spitze ein sehr dünnes (0,3—0,6 mm) seitliches Anhängsel an der Wurzel, die neue Spitze ist 1,2—1,5 mm dick. Bei den sub f) angeführten Wurzeln ist die innere Wundfläche beträchtlich (auf 1,5—2 cm) verzogen, der seitliche Lappen auf 2—7 mm von der Spitze entfernt.

Versuch 7.

$^3/_4$—1 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen 1 mm langen medianen Längsschnitt gespalten und a) ohne weitere Verletzung in Sägespäne eingesetzt, b) anderen wurde noch durch einen Quereinschnitt eine Hälfte abgetrennt. a) Nach 79 Stunden sind die Hälften schon beträchtlich verlängert, doch sind sie bei wenigen Individuen gleich lang und kräftig. Der

einheitliche Teil der Wurzel mißt 3—4,5 cm, die Hälften 4—5 cm. Dieselben haben ihre Spitzen unterdessen regeneriert, dieselben erscheinen jedoch im Vergleiche mit gleich alten ungespaltenen Wurzeln dünner. Bei anderen Wurzeln ist die eine Längshälfte viel kürzer als die andere. Dann ist die Spitze dieser kräftig wachsenden Spitze dicker als im vorigen Fall und ein ganz wenig dünner als bei gleich alten intakten Wurzeln. Die Länge des ungespaltenen Teiles betrug bei solchen Wurzeln 3—5 cm, diejenige der kürzeren Hälfte 1—2,3 cm, der längeren 2,6—5 cm.

b) Die Längshälfte besitzt ebenfalls eine vollkommen regenerierte Spitze, die fast so dick ist wie bei intakten Wurzeln. Die Länge des ungespaltenen Teiles der Wurzel betrug 3—6,5 cm, der Längshälfte 2,5—5 cm. Bei beiderlei Wurzeln erscheinen an den gespaltenen Teilen Torsionen und schraubige Krümmungen.

Intakte Wurzeln haben während derselben Zeit die Länge von 11—13,5 cm erreicht.

Versuch 8.

Durch zwei, aufeinander senkrecht stehende, 1,5—2 mm lange mediane Längseinschnitte wurden 1,5 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* verwundet und in Sägespänen weiter kultiviert. Nach vier Tagen zeigen sich die einzelnen Längsviertel der verwundeten Wurzelspitze verschieden lang. Gewöhnlich wachsen zwei Teile üppig, die übrigen zwei schwächer oder sie stellen allmählich ihr Wachstum ein. Auch kann bloß ein Teil üppig wachsen. Das hängt damit zusammen, daß es schwierig ist, die Längsschnitte wirklich median zu führen, und wohl kommen hier noch andere Umstände in Betracht, denn es wuchsen nicht immer jene Teile am intensivsten, welche den größten Teil des Pleroms enthielten. Es gab auch Wurzeln, wo drei Längsviertel mit gleich großer Intensität wuchsen. Sieben Tage nach der Verwundung orientieren sich die intensiv wachsenden Teile prompt positiv geotropisch, die im Wachstum zurückgebliebenen jedoch reagieren nicht so regelmäßig. Jene besitzen eine normale Haube mit typischer Statolithenstärke, diese meist keine mehr. Diese sind auch vollkommen regeneriert, ihr Quereinschnitt ist kreisförmig. Es wurde bei einigen Wurzeln die Länge der Viertelteile bestimmt, sie betrug bei je einem Individuum:

0,5	2,5	5	6	cm,
0,4	0,5	1	8	„
0,6	0,7	2	2	„
1,5	2,5	2,5	4,5	„
0,4	2	2	4	„

Obzwar die üppig wachsenden Teile sich so ausbilden, daß sie am Querschnitt das Aussehen einer normalen Spitze bieten, so ist doch zu bemerken, daß sie viel dünner bleiben, als die ursprüngliche Wurzelspitze war. Die Spitze besteht aus viel weniger längsverlaufenden Zellreihen, als die ursprüngliche Spitze, und es gilt dies auch für den Fall, daß von den Viertelteilen bloß einer dauernd weiter wächst.

Versuch 9.

0,6—0,9 cm lange Wurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem geführten Querschnitt dekapitiert, hierauf wurde

durch zwei parallele, 2,5 mm lange Längseinschnitte eine Mittellamelle hergestellt, die an der Wurzel gelassen wurde, wogegen die beiden Rindenstreifen durch Quereinschnitte abgetrennt wurden. Die Mittellamelle enthielt das ganze Plerom, oder auch von ihm wurden Teile abgeschnitten. Die Mittellamelle wurde dann a) durch zwei an der Grenze zwischen der Rinde und dem Plerom geführte, zu den ersten zwei senkrecht stehende Längseinschnitte oder b) bloß durch einen medianen, ähnlich orientierten Längsschnitt verwundet, oder schließlich nicht weiter verwundet. Die Wurzeln wurden hierauf in Sägespäne eingepflanzt und bei 18—21° C. weiter kultiviert. Es muß bekannt werden, daß es mir nicht möglich war, in einzelnen Serien die Wurzeln in genau gleicher Weise zu verwunden. Wie die Schnitte geführt wurden, ließ sich nach Beendigung der Versuche durch mikoskropische Prüfung entscheiden.

a) Nach 48 Stunden sind die drei Teile der Mittellamelle verschiedenartig gekrümmt. Sie sind 4—5 mm lang (ursprünglich 2,5 mm), in ihrem Ende enthalten dieselben keine Statolithenstärke. 72 Stunden nach der Verwundung sind einzelne Teile der Mittellamelle in verschiedenen Richtungen gekrümmt, sie sind 5—6,5 mm lang. Einige zeigen an ihrer Spitze eine deutliche Abwärtskrümmung. Dieselben besitzen an ihrem Ende einen Statocytenkomplex, welcher deutlich Statolithenstärke enthält. Nur jene Teile entwickeln einen Statocytenkomplex, welche einen Teil der äußeren Pleromschichten enthalten. Dann kann sich derselbe jedoch sowohl aus Periblem- als auch aus Pleromzellen ausbilden. 96 Stunden nach der Verwundung ist deutlich zu sehen, daß einige Teile regenerieren und beträchtlich sich verlängern, andere ihr Wachstum einstellen und nicht regenerieren. Die ersten Teile sind auch geotropisch abwärts gekrümmt, sie enthalten einen Statocytenkomplex mit Statolithenstärke an ihrem Ende, die anderen enthalten keine Statolithenstärke. Die ersten regenerieren eine neue Spitze, die zweiten nicht, und es sind dies jene Teile, welche keine äußeren Pleromschichten enthalten. Ob es sich dabei lediglich um die Perikambialzellen handelt, konnte ich nicht entscheiden. Es sei hier die Länge der peripheren (a, c) und mittleren Teile der Mittellamelle einiger Wurzeln angeführt (in mm):

a	b	c
6	**15**	**9**
5	**12**	4
6	8	4
5	**6**	5
7	**10**	6

Die fett gedruckten Zahlen beziehen sich auf Lappen, welche regenerieren und einen Teil der peripheren Pleromzellreihen enthalten.

c) Die Mittellamelle ist nach 96 Stunden verschiedenartig gekrümmt, nicht selten kommen schraubenförmige Torsionen vor. Einige sind geotropisch abwärts gekrümmt, diese enthalten in ihrer provisorischen Wurzelhaube deutliche Statolithenstärke. Andere, welche sogar aufwärts, horizontal oder schräg wachsen, ohne eine geotropische Orientierung aufzuweisen, enthalten zwar in ihrer provisorischen Haube Stärke, dieselbe folgt jedoch nicht dem Zuge der Schwerkraft. Die Mittellamellen waren verschieden lang (10, 12, 13, 13, 18, 19, 19, 20, 20, 25 mm).

b) Die beiden Hälften der Mittellamelle waren 96 Stunden nach der Verwundung verschiedenartig gekrümmt, ihre Endteile jedoch meist geotropisch abwärts gekrümmt. Diese besitzen auch einen deutlichen Statocytenkomplex und regenerieren. Da die Mittellamelle selten in zwei absolut gleiche Hälften geteilt wurde, so verhalten sich auch die Hälften in Bezug auf das Längenwachstum verschieden. Je weniger vom Plerom die Hälfte enthält, desto schwächer wächst sie. Es erschien dabei, daß es nicht bloß auf das Perikambium ankommt, sondern auch auf die Zellreihen des Pleroms selbst. Je mehr von diesen Zellreihen eine Hälfte der Mittellamelle enthält, desto stärker wächst sie. Die Länge der beiden Hälften betrug in einigen Wurzeln:

15, 15 mm,
13, **4** mm,
8, 10 mm,
9, 12 mm,
16, 8 mm,
12, 8 mm,
11, **5** mm,

Die fett gedruckten Zahlen beziehen sich auf Hälften, welche keinen Teil des Pleroms enthielten und keine neue Spitze regenerierten.

Die verwundeten Wurzeln haben während der vier Tage nach der Verwundung zahlreiche Wurzelhaare gebildet. Die meisten wurden vom Dermatogen gebildet, aber auch an allen übrigen Schnittflächen wuchsen sie, obzwar in einer geringeren Anzahl, hervor. Dies geschah auch in der Streckungszone, oder in den ausgewachsenen Teilen der Wurzel und an Schnittflächen, welche überhaupt nicht regenerierten, wo daher von der Neubildung einer Epidermis keine Rede sein kann. Alle Wurzelhaare waren einzellig, sie enthielten zahlreiche Stärkekörner.

Versuch 10.

5—6 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch schief von unten geführte Einschnitte verwundet und bei 18—21° C. in Sägespänen weiter kultiviert. Nach fünf Tagen haben sich die V-förmigen Lappen zu neuen Wurzelspitzen ausgebildet, wobei die alte Spitze zur Seite geschoben ist und keine Weiterentwicklung aufweist, oder schwächer weiter wächst neben der neuen Spitze, oder schließlich mit der alten Spitze gleich gestaltet ist und gleich schnell wächst. Die verschiedenen Fälle sind in den Figuren 3 *a—c*, *g* dargestellt.

Diesen Wurzeln wurden nun die neuen Spitzen abgeschnitten, und zwar womöglich in der Streckungszone, so daß keine Regeneration möglich war. Die Wurzeln wurden so in Sägespäne gelegt, daß die alten Spitzen sich in horizontaler Lage befanden. Nach 48 Stunden war folgendes zu bemerken.

1. Die alte Spitze war ursprünglich 5—7 mm lang, die neue 2—6 cm. Wenn die alte Spitze mit dem Wurzelkörper bloß durch die Rinde zusammenhängt, so erscheint zwar nach Entfernung der neuen Spitze in der Haube der alten Spitze Stärke, die alte Spitze zeigt jedoch höchstens einen ganz geringen Zuwachs (2—3 mm). Sie kann eine geotropische Reaktion aufweisen. Wenn die alte Spitze auch durch einen Teil des Pleroms mit dem Wurzelkörper zusammenhängt, dann beginnt sie nach Entfernung der neuen Spitze stark zu

wachsen, in ihrer Haube erscheint reichliche Statolithenstärke, die Wurzelspitze krümmt sich positiv geotropisch. Sie bleibt so dünn, wie sie ursprünglich war (0,5—0,7 mm), ihr Zuwachs beträgt bis 3,5 cm.

2. Die alte Spitze war ursprünglich dünn und kurz (1—1,5 mm lang), nach oben gekrümmt und dem Wurzelkörper angeschmiegt. Sie hängt bloß durch die Rinde mit dem Wurzelkörper zusammen. In ihrer Haube erscheint keine Stärke, die Spitze verlängert sich überhaupt nicht.

3. Die beiden Spitzen waren ursprünglich ungefähr gleich stark und lang (3—5 mm). 48 Stunden nach Abschneiden der neuen Wurzelspitze erscheint die alte positiv geotropisch gekrümmt und beträchtlich herangewachsen (ihre Länge betrug 2, 2, 3, 3, 3, 5, 5, 6 cm). Sie bleiben dünn, wie sie ursprünglich waren.

Versuch 11.

1 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch schief von unten geführte Einschnitte verwundet und bei 18–20° C. in Sägespänen weiter kultiviert. Nach vier Tagen waren neue Spitzen entwickelt, die alte war zur Seite gedrängt und erschien als ein dünnes Anhängsel. Es wurden derartige alte Spitzen an ihrer Basis abgeschnitten und in Wasser gemessen, hierauf in 2% KNO_3 übertragen und wieder ihre Länge bestimmt. Aus diesem kamen sie in 2,5%, schließlich in 3% KNO_3. In 3,5% KNO_3 war keine Verkürzung mehr zu beobachten. Die Länge (ev. auch die Dicke) der Wurzeln betrug (in mm):

in Wasser		in 2% KNO_3	in 2,5 % KNO_3	in 3% KNO_3
Länge	Dicke	Länge	Länge	Länge
1,35	0,86		1,08	1,08
1,48	0,76	1,40	1,35	1,35
1,75	0,76		1,48	1,48
1,75	0,81		1,54	1,51
1,89	0,86	1,75	1,62	1,62
2,07	0,98		1,77	1,75

Einigen dieser Wurzeln wurden die neu gebildeten Spitzen abgeschnitten und zunächst in Wasser, dann in 3%—4% KNO_3 gemessen. In 5% KNO_3 verkürzten sich diese Spitzen nicht mehr. Die Länge (ev. auch die Dicke) dieser Spitzen betrug (in mm):

in Wasser		in 3% KNO_3	in 3,5% KNO_3	in 4% KNO_3
Länge	Dicke	Länge	Länge	Länge
1,43	1,13	1,21	1,16	1,14
2,54	1,35	2,27	2,16	2,14
2,83	1,11	2,56	2,48	2,48
3,16	1,13	2,80	2,75	2,70

Versuch 12.

1,5—1,8 cm lange Keimwurzeln von *Cucurbita Pepo (maxima)* wurden durch einen bis über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet und in Sägespänen bei 14—17° C. weiter kultiviert. 24 Stunden nach der Verwundung wurden einige Wurzeln horizontal gelegt. Dieselben sind schon nach $2^1/_2$ Stunden geotropisch gekrümmt. 48 Stunden nach der Verwundung zeigen die Wurzeln noch keine Statolithenstärke in dem an der oberen Wundfläche sich bildenden Callus, die Haube der ursprünglichen Spitze besitzt jedoch reichliche Statolithenstärke. Horizontal gelegt zeigten solche Wurzeln nach $7^1/_2$ Stunden starke geotropische Krümmungen. 62 Stunden nach der Verwundung zeigen die meisten Wurzeln an der oberen Wundfläche schon Statolithenstärke, einige bloß eine unbewegliche Stärke. Die Hauben der ursprünglichen Spitze besitzen entweder noch Statolithenstärke oder keine solche mehr. Es wurden derartige Wurzeln horizontal gelegt; von 7 Wurzeln waren nach 3 Stunden 5 geotropisch gekrümmt, 2 gerade. Jene besaßen entweder in der alten Haube oder in der neu sich bildenden Wurzelspitze Statolithenstärke, diese jedoch weder in dieser noch in jener.

Versuch 13.

1 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen etwas über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet und bei 12—16° C. weiter in Sägespänen kultiviert. 7 Wurzeln wurden 24 Stunden nach der Verwundung horizontal gelegt (die Ebene, in welcher die traumatrope Krümmung vor sich ging, war horizontal); nach $2^1/_2$ Stunden waren 4 Wurzeln geotropisch gekrümmt, nach weiteren 3 Stunden auch die übrigen 3 Wurzeln 48 Stunden nach der Verwundung wurden 8 neue Wurzeln horizontal gelegt. Nach 8 Stunden sind 5 Wurzeln geotropisch gekrümmt, sie besitzen in der ursprünglichen Haube Statolithenstärke, in dem an der oberen Wundfläche sich bildenden Callus noch keine bewegliche Stärke, wohl jedoch eine unbewegliche Stärke. 3 Wurzeln reagierten nicht geotropisch. Eine von diesen besaß eine ganz geringe Spur von Statolithenstärke in der ursprünglichen Haube, die übrigen 2 besaßen weder hier, noch in dem an der oberen Wundfläche sich bildenden Callus eine leicht bewegliche Stärke. Der neue Callus war an allen Wurzeln ziemlich gleich ausgebildet. 72 Stunden nach der Verwundung wurden 10 neue Wurzeln horizontal gelegt. Von diesen waren nach 3 Stunden 7 Wurzeln geotropisch gekrümmt, nach weiteren $2^1/_4$ Stunden waren auch die 3 übrigen Wurzeln gekrümmt. Alle besaßen in der sich neu an der oberen Wundfläche bildenden Wurzelspitze reichliche Statolithenstärke, die ursprüngliche Haube besaß überhaupt keine Stärke.

Von ähnlichen Versuchen wurden 48 Stunden nach der Verwundung je 8 Wurzeln, a) die alten, b) die sich neu bildenden Spitzen abgeschnitten, und die Wurzeln horizontal gelegt. Außerdem wurden 8 Wurzeln ohne weitere Operation horizontal gelegt. Nach $4^1/_2$ Stunden waren a) keine Wurzeln geotropisch gekrümmt, b) bloß eine war herabgekrümmt, c) alle waren geotropisch gekrümmt. Nach weiteren 3 Stunden sind a) keine Wurzel herabgekrümmt, b) alle Wurzeln gekrümmt. Nach weiteren 12 Stunden sind auch

in a) alle Wurzeln herabgekrümmt. Mikroskopisch untersucht weisen sie in der Haube der neuen Spitze reichliche Statolithenstärke auf. Die Wurzeln b) besitzen in den Hauben der ursprünglichen Wurzelspitze ebenfalls Statolithenstärke.

Versuch 14.

1—1½ cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen schief von unten bis zur Mitte oder ein wenig über die Mitte des Pleroms geführten Einschnitt verwundet und bei 15—17° C. in Sägespänen kultiviert. 24 Stunden nach der Verwundung wurden 10 Wurzeln horizontal gelegt, nach 6 Stunden waren alle geotropisch gekrümmt. Sie zeigen in der ursprünglichen Haube reichliche Statolithenstärke, in den seitlichen Lappen gab es keine Statolithenstärke, in den Periblemzellen erschienen jedoch kleine, nicht bewegliche Stärkekörner. 48 Stunden nach der Verwundung wurden neue Wurzeln mikroskopisch untersucht. Sie enthielten sowohl in der alten ursprünglichen Haube, als auch in dem Seitenlappen in etwas verlängerten Periblemzellen eine ziemlich gleich reichliche Statolithenstärke. Derartigen Wurzeln wurden nun a) die alten, ursprünglichen Spitzen, b) die neuen Statocytenkomplexe abgeschnitten; c) den alten Wurzelspitzen wurden die Hauben abgeschnitten, alle diese Wurzeln dann horizontal gelegt, d) andere Wurzeln wurden ohne weitere Operation horizontal gelegt, so daß sich die beiden Statocytenkomplexe neben einander (in horizontaler Ebene), e) übereinander (in vertikaler Ebene) befanden. Nach 4¼ Stunden waren a) von 5 Wurzeln 3 geotropisch gekrümmt; b) von 5 Wurzeln war nur eine geotropisch herabgekrümmt: c) von 5 Wurzeln waren 5 schwach herabgekrümmmt, d), e) von 5 Wurzeln waren 4 etwa gleich stark herabgekrümmt, es ließ sich kein Unterschied in der Größe der Krümmung der mit neben- und übereinander befindlichen Statolithenkomplexen gelegten Wurzeln feststellen. Nach weiteren 3 Stunden sind a) und b), sowie d) und e) gleich stark gekrümmt. Auch die Wurzeln c) sind alle gekrümmt. Während des geotropischen Versuches befanden sich die Wurzeln in feuchter Luft. Nach Beendigung des Versuches erschienen die Wundflächen geschwärzt, was in Sägespänen nicht vorkommt. Auch waren die Krümmungen ziemlich schwach. Es empfiehlt sich daher, auch die geotropischen Versuche an in Sägespänen befindlichen Wurzeln anzustellen.

Versuch 15.

1—1½ cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen schief von unten geführten Einschnitt verwundet und in Sägespänen weiter kultiviert. Nach 5 Tagen ist die neue Spitze 5—8 mm lang, die alte erscheint als ein etwa 1 mm langes, dünnes seitliches Anhängsel. Dasselbe enthielt keine Spur von Statolithenstärke. Derartigen Wurzeln wurde a) die alte Spitze, b) von der neuen 1,5—2 mm abgeschnitten, dieselben dann horizontal gelegt. c) Außerdem wurden Wurzeln ohne weitere Operation horizontal gelegt.

Nach 5½ Stunden sind in a) alle neuen Wurzelspitzen geotropisch stark herabgekrümmt, ähnlich wie die Wurzeln in c). b) Die Wurzeln zeigen keine Krümmung, 24 Stunden nach dem Horizontallegen sind die alten ursprünglichen Wurzelspitzen schwach herabgekrümmt, auf die Wurzel selbst ist die Krümmung nicht hinübergetreten. 48 Stunden nach dem Horizontallegen zeigen alle

Wurzeln eine geotropische Reaktion. Bei 2 Wurzeln wächst die alte Spitze noch nicht, die geotropische Krümmung ist auch auf die Wurzel selbst hinübergetreten (Fig. 179 *a*, *d*). Bei 4 anderen Wurzeln zeigen die ursprünglichen Wurzelspitzen ein deutliches erneutes Wachstum (sie messen je 3,5—4,5 mm), sie sind auch herabgekrümmt. Der Wurzelkörper selbst zeigt keine geotropische Krümmung (Fig. 179). Alle Hauben der alten Wurzelspitzen, welche vor dem geotropischen Versuche absolut stärkefrei waren, besaßen nach Beendigung des Versuches mehr oder weniger reichliche, jedoch immer deutliche Statolithenstärke.

Versuch 16.

1 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch schief von unten geführte Einschnitte verwundet, welche a) etwas über die Mitte des Pleroms, b) durch das ganze Plerom geführt wurden. Nach 66 Stunden ist der V-förmige Lappen zu einer neuen Wurzelspitze umgebildet, die alte Spitze zur Seite gedrängt. Dieselbe ist bei den Wurzeln a) etwa 0,6 bis 0,7 mm, bei den Wurzeln b) bloß 0,3—0,4 mm dick. Die Wurzeln a) wurden nun

Fig. 179. Wurzeln von *Vicia faba*, die schräg von unten angeschnitten, nach drei Tagen der neuen Spitze beraubt und auf 24 Stunden horizontal gelegt wurden.

1. horizontal gelegt, so daß sich beide Spitzen in horizontaler Ebene neben einander befanden.
2. horizontal nach dem Abschneiden der alten Spitze,
3. horizontal nach dem Abschneiden der neuen Spitze gelegt.

Nach $5^1/_2$ Stunden sind

1. alle Wurzeln geotropisch gekrümmt,
2. von 5 Wurzeln sind 2 gekrümmt,
3. von 10 Wurzeln ist keine gekrümmt.

Andere Wurzeln a) wurden $72^1/_2$ Stunden nach der Verwundung ähnlich wie die unter 1., 2. und 3. angeführten behandelt und horizontal gelegt. Nach 3 Stunden sind

1. von 7 Wurzeln 7 geotropisch gekrümmt,
2. von 4 Wurzeln 4 geotropisch gekrümmt,
3. von 4 Wurzeln ist eine einzige gekrümmt.

Nach weiteren $15^1/_2$ Stunden sind 1. und 2. alle Wurzeln geotropisch gekrümmt, die Krümmung hat jedoch etwas zugenommen, 3. 3 Wurzeln (Fig. 179 *a*, *d*) sind auch oberhalb der Insertion der alten Spitze gekrümmt, 1 ist bloß in der alten, 3 mm langen Spitze gekrümmt (etwa wie in Fig. 179 *b*, *c*). Die Hauben der alten Spitzen besitzen hier deutliche Statolithenstärke.

Versuch 17.

1 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch schief von unten geführte Einschnitte verwundet, welche a) einerseits bloß etwas über die Mitte des Pleroms geführt wurden, b) andererseits durch das ganze Plerom bis in die Rinde der entgegengesetzten Seite eingedrungen sind. 24 Stunden nach der Verwundung sind die Wurzeln a) negativ, die Wurzeln b) positiv traumatrop gekrümmt. Es wird bei diesen diejenige Seite, von welcher der Einschnitt geschehen ist, konkav, bei jenen konvex. Es wurden nun die Wurzeln horizontal gelegt (die Ebene der traumatropen Krümmungen war auch horizontal). Die

Wurzeln a) zeigen nach 4 Stunden deutliche geotropische Krümmungen, b) keine. Einige von diesen beiderlei Wurzeln wurden mikroskopisch untersucht, sie enthalten zwar in der Haube noch Statolithenstärke, in dem durch den schiefen Einschnitt gebildeten Lappen jedoch noch keine bewegliche (bloß diffuse) Stärke. Die übrigen 20 Wurzeln b) sind nach weiteren 14 Stunden alle stark positiv geotropisch gekrümmt. Sie enthalten alle in dem V-förmigen Lappen deutliche Statolithenstärke. Dieselbe ist auch in der ursprünglichen Haube noch vorhanden.

Versuch 18.

0,7—1 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen schief von unten geführten Schnitt verwundet und bei 18—21° C. in Sägespänen weiter kultiviert. Nach 48 Stunden waren sie 3—4 cm lang. Sowohl in der Haube der ursprünglichen Wurzelspitze als auch in der aus dem seitlichen Lappen sich bildenden neuen Spitze gab es ziemlich reichliche Statolithenstärke. Es wurde a) einigen Wurzeln die alte Spitze, b) der Seitenlappen, c) wieder anderen die Haube der alten Spitze abgeschnitten und die Wurzeln in Sägespänen horizontal gelegt. c) Es wurden Wurzeln ohne weitere Operation horizontal so gelegt, daß sich ihre beiden Statolithenkomplexe neben einander, d) übereinander befanden. Diese Wurzeln befanden sich ebenfalls in Sägespänen.

Nach 7 Stunden sind in a) 4 Wurzeln gerade, 2 geotropisch gekrümmt, b) 3 gekrümmt, 3 gerade, c) alle gekrümmt, c) stark, d) ein wenig schwächer gekrümmt. Nach weiteren 16 Stunden sind die Wurzeln in a) alle schwach geotropisch herabgekrümmt, b) 4 Wurzeln geotropisch gekrümmt, 2 gerade. Mit diesen nicht gekrümmten Wurzeln hängt die alte Spitze bloß durch die Rinde zusammen. c) Alle Wurzeln sind herabgekrümmt, die Ablenkung ihrer Spitze beträgt 29°, 32°, 34°, 36°, 40°, 44°. c) und d) sind alle Wurzeln gekrümmt, die Ablenkung ihrer Spitze von der Horizontale beträgt:

c) 34°, 44°, 45°, 46°, 47°, 50°,
d) 29°, 31°, 35°, 38°, 40°, 48°.

Versuch 19.

2 cm lange Wurzeln von *Vicia faba* wurden durch 10 dicht übereinander geführte Quereinschnitte, die bis zur Hälfte des Pleroms oder noch tiefer reichten, verwundet. Die Einschnitte begannen dicht oberhalb des Transversalmeristems, und waren auf einen 2,5 mm langen Teil der meristematischen Zone verteilt. Hierauf wurden die Wurzeln in Sägespäne eingepflanzt. 24 Stunden nach der Verwundung sind sie stark negativ traumatropisch gekrümmt. Nach weiteren 24 Stunden sind die Einschnitte auf einen 1,5—2 cm langen Teil verteilt. Die Wurzeln selbst sind 4—5 cm lang. Die traumatropische Krümmung ist einerseits im ausgewachsenen Teil der Wurzel enthalten, andererseits dicht hinter der Wurzelspitze. Drei Tage nach der Verwundung sind die Wurzelspitzen noch stärker gekrümmt, die Wunden (6—7 cm lang) klaffen weit, es ist jedoch weder eine Callusbildung, noch eine Regeneration an denselben zu beobachten. Die alte Spitze ist nicht zur Seite gekrümmt, hier und da enthält sie keine Stärke mehr, in anderen Fällen ist in derselben noch deutliche Statolithenstärke vorhanden. Horizontal gelegt (in Sägespänen) zeigen von den

Wurzeln nach 7 Stunden einige eine deutliche geotropische Reaktion, andere nicht. Jene enthalten Statolithenstärke, diese nicht. Auch 4 Tage nach der Verwundung zeigen die Wurzeln an den Wundflächen keine Regeneration. Wenn jedoch die Einschnitte in der Nähe des Transversalmeristems bis über die Mitte des Pleroms geführt wurden, so bildet sich oberhalb des Einschnittes aus den Zellen der intakten Flanke eine provisorische Wurzelhaube, die eine Statocytengruppe enthält. Die alte Spitze wird abgestoßen und oberhalb der provisorischen Haube bildet sich ein neues Transversalmeristem.

Versuch 20.

I. 1—1,2 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem geführten Quereinschnitt dekapitiert und hierauf durch einen 0,2—0,3 mm langen Medianschnitt halbiert. 3 Tage nach der Verwundung besitzen die Wurzeln 2 neue Spitzen, die meist 0,7—1 mm lang und gleich beschaffen sind. Es gibt jedoch auch Wurzeln, welche längere (0,8—1 cm) Hälften (mit regenerierten Spitzen besitzen) und schließlich auch solche, welche zwei ungleich lange Spitzen besaßen. Es wurden nun Wurzeln, die gleiche und kurze Spitzen besaßen a) horizontal gelegt, so daß beide Spitzen sich nebeneinander befanden, b) eine Spitze wurde abgeschnitten und die Wurzeln horizontal gelegt, so daß die eventuellen traumatropen Krümmungen in horizontaler Ebene stattfinden müßten. Nach $6^1/_2$ Stunden sind die Wurzeln a) stark (um 80—90°) abwärts gekrümmt, b) schwächer gekrümmt (20°, 30°, 33°, 45°, 45°, 50°, 62°). Bei den letzten 4 Wurzeln hat sich die geotropische Krümmung auch hinter die Wunde erstreckt, bei den 3 ersten war sie auf die Wurzelspitze vor dem Einschnitte lokalisiert.

II. Ähnliche Wurzeln wurden durch einen schief von unten geführten, etwa zur Mitte des Pleroms reichenden Einschnitt verwundet. Nach 3 Tagen ist der Seitenlappen zu einer neuen Spitze ausgebildet. Die alte Spitze ist zu einem Seitenanhängsel der neuen geworden. Es wurden solche Wurzeln a) horizontal ohne weitere Verwundung gelegt, so daß beide Spitzen in horizontaler Ebene sich befanden. b) Es wurde die alte, c) die neue Spitze abgeschnitten und die Wurzeln so horizontal gelegt, daß ihre eventuellen traumatropen Krümmungen in horizontaler Ebene vor sich gehen müßten. Nach $6^1/_2$ Stunden sind die Wurzeln a) stark abwärts gekrümmt (jedoch schwächer als in I), die Ablenkung ihrer Spitze von der Horizontalen beträgt: 40°, 45°, 51°, 55°, 56°. Ein ganz wenig schwächer waren die Wurzeln b) gekrümmt (35°, 38°, 45°, 50°, 50°). Die Krümmung erstreckte sich da auch auf die oberhalb der Verwundung gelegenen Partieen. Von den Wurzeln c) waren 2 ungekrümmt, 3 Wurzeln zeigten einen schwachen Anfang der Krümmung.

III. Durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem geführten Quereinschnitt wurden 1—$1^1/_2$ cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* dekapitiert und hierauf noch durch einen etwa 0,3 mm hinter der Wunde über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet. Nach 3 Tagen war der unter dem Einschnitte befindliche Teil zur Seite gekrümmt, doch regenerierte er an der intakten Seite und enthielt Spuren von Statolithenstärke. Auch an der oberen Wundfläche hatte eine Regeneration stattgefunden, und auch hier war

Statolithenstärke vorhanden. Derartige Wurzeln wurden a) ohne weitere Verwundung horizontal gelegt, b) der unteren, c) der oberen Wurzelspitze beraubt und horizontal gelegt. Nach $6^1/_2$ Stunden waren die Wurzeln a) stark geotropisch gekrümmt (35°, 40°, 42°, 46°, 51°), fast gleich stark waren die Wurzeln b) gekrümmt (30°, 32°, 35°, 37°, 38°), die Wurzeln c) waren nicht geotropisch gekrümmt. Dieselben wurden weiter in horizontaler Lage gelassen. Nach weiteren 16 Stunden waren 3 Wurzeln ganz schwach geotropisch gekrümmt, doch bezog sich die Krümmung bloß bei einer auf den Wurzelkörper, die anderen 2 wiesen nur an der seitlich inserierten Wurzelspitze eine Krümmung auf. 2 Wurzeln waren überhaupt nicht geotropisch gekrümmt. Sie erschienen an dem Wurzelkörper 1,5—2 mm von der Wundfläche inseriert und enthielten keine Statolithenstärke.

Versuch 21.

Von 2 dm langen Keimwurzeln von *Lupinus albus* wurden 5, 10, 15 cm lange Endstücke abgeschnitten (die also Wurzelspitzen besaßen), diesen dann die Spitze in der Länge von 1 mm abgetrennt und die Wurzelstücke in Sägespäne horizontal gelegt. Nach 48 Stunden zeigen die Wurzeln schwache Nutationen in verschiedenen Richtungen, die Wundfläche ist mit einem Callus versehen, in welchem jedoch keine Spur von Stärke enthalten ist. Je länger die Wurzelstücke ursprünglich waren, desto deutlicher ist der Callus ausgebildet.

Versuch 22.

Keimwurzeln von *Lupinus albus* (1,5—2,3 cm) wurden Endteile in der Länge von 16 mm abgeschnitten, von diesen wurden dann einige auf mit schwacher Knopscher Lösung durchtränkten Kieselsand horizontal gelegt (a). Anderen wurde von der Spitze 1 mm abgeschnitten, einige wurden dann auf eben solchen Sand horizontal gelegt (b), andere auf Kieselsand, welcher neben Knopscher Lösung noch mit 5% Glycerin durchtränkt war (c), schließlich auf solchen, der in der Knopschen Lösung noch 5% Dextrose enthielt. Nach 24 Stunden ist folgendes zu sehen: a) Die Wurzeln sind stark geotropisch gekrümmt; sie wurden um ihre Längsachse um 90° gedreht, um zu erkennen, ob sie im weiteren einer neuen geotropischen Krümmung fähig sein werden. Diese Wurzeln enthalten, wie sich durch mikroskopische Untersuchung einiger von ihnen feststellen ließ, noch reichliche Statolithenstärke. b) Die Wurzeln sind nicht gekrümmt oder nutieren in unregelmäßigen Richtungen. Ebenso c) und d).

Nach weiteren 48 Stunden sehen die Wurzelstücke gesund aus. a) Einige zeigen eine neue geotropische Krümmung, sie enthalten in der Haube $^1/_6$—$^1/_2$ der ursprünglichen Statolithenstärke. Andere zeigen keine neue Krümmung, sie enthalten keine Statolithenstärke. b) Die Wurzeln sind nicht gekrümmt. Es ist eine sehr schwache Callusbildung wahrzunehmen. c) Die Wurzeln sind ebenfalls nicht gekrümmt, ein schwacher Anfang der Regeneration läßt sich feststellen, der Callus enthält keine Stärke. d) Einige Wurzeln sind schwach geotropisch gekrümmt. Die Regeneration ist etwa an derselben Stufe wie in den Wurzeln sub c), der Callus enthält jedoch Stärke, welche bei den geotropisch gekrümmten Wurzeln leicht beweglich ist. In den übrigen Wurzeln ist sie meist um den Kern herum angehäuft.

Nach weiteren 24 Stunden zeigen die Wurzeln a) dieselben Verhältnisse wie vorher. Ihre Länge beträgt 22, 22, 23, 24 mm. b) Die Wurzeln sind ungekrümmt und weisen keine Spur von Regeneration, auch keine Stärke auf. Ihre Länge beträgt 24, 24, 25, 25 mm. c) Die Wurzeln sind nicht geotropisch gekrümmt. Einige nutieren unregelmäßig (auch aufwärts). Sie sind 19, 20, 21, 22, 22 mm lang. d) Die älteren Teile der Wurzelstücke beginnen abzusterben, ihre Spitze ist jedoch geotropisch gekrümmt und enthält Statolithenstärke.

Nach weiteren 24 Stunden weisen die Wurzeln a) und b) keinen Zuwachs auf. Die Wurzeln b) regenerieren nicht und enthalten keine Stärke. c) Die Länge der Wurzeln beträgt 20, 22, 22, 23, 23 mm. Der Callus hat den Charakter einer provisorischen Wurzelhaube angenommen, er enthält jedoch keine Stärke. Einige Wurzeln nutieren unregelmäßig. Der Versuch wurde bei einer Temperatur von 15—18° C. ausgeführt. Die Wurzeln lagen an einem feuchten Kieselsand, der sich in einer bedeckten Glasdose befindet. Trotz der größten Sorgfalt war es nicht möglich, die Kulturen steril zu halten. Man muß sich mit einer relativen Sterilität begnügen und immer nach 24 Stunden die Wurzeln auf ein neues steriles Substrat übertragen (vgl. Hannig I).

Versuch 23.

$^3/_4$—1 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen schräg von unten etwas über die Mitte des Pleroms geführten Einschnitt verwundet und hierauf noch durch einen bis zur Mitte des Pleroms a) von derselben Seite wie der schräge Einschnitt, b) von der entgegengesetzten Seite 1,5 mm oberhalb desselben geführten Quereinschnitt angeschnitten.

Nach 2 Tagen erschienen die Wurzeln a) ziemlich kurz, oberhalb des Quereinschnittes verdickt und oft unregelmäßig gekrümmt. Sie sind 2,5—3 cm lang, ihre ursprüngliche Spitze enthält in ihrer Haube Statolithenstärke, dagegen ist eine solche in der aus dem Seitenlappen sich ausbildenden Spitze nicht vorhanden. Die Wurzeln b) sind gerade gewachsen, ohne Verdickungen, 3,5—5 cm lang. Ihre alte Spitze enthält in ihrer Haube keine Statolithenstärke (höchstens nur in den äußersten sich ablösenden Zellschichten), hingegen ist eine solche in dem Seitenlappen deutlich entwickelt. Bei beiderlei Wurzeln besteht der größte Teil der Seitenlappen aus callusartigen Zellen, welche als provisorische Hauben zu deuten sind. Das Transversalmeristem ist nicht entwickelt, so daß sich keine prinzipiellen Unterschiede zwischen den Seitenlappen bei beiderlei Wurzeln feststellen lassen.

Beiderlei Wurzeln wurden die ursprünglichen Wurzelspitzen abgeschnitten, die Wurzeln horizontal gelegt und nach 8 Stunden untersucht.

a) 6 Wurzeln sind gerade, 3 schwach gekrümmt. Diese besitzen in ihren Seitenlappen geringe, aber deutliche Mengen von Statolithenstärke, die übrigen keine Spur davon.

b) 9 Wurzeln herabgekrümmt (die Krümmung beträgt etwa 25—40°), eine gerade. Alle besitzen, außer den gerade gebliebenen, Statolithenstärke in der provisorischen Wurzelhaube.

Versuch 24.

1—1,5 cm lange Wurzeln von *Vicia faba* wurden dekapitiert und hierauf durch einen dicht oberhalb der Wundfläche einsetzenden, schräg von unten

etwas über die Mitte des Pleroms geführten Einschnitt verwundet. Es werden 2 neue Wurzelspitzen gebildet, beide können weiter wachsen oder bloß eine. Es wurden nun Wurzeln genommen, wo die an der Dekapitationswundfläche gebildete Wurzelspitze kräftig weiter wuchs, die aus dem Seitenlappen entwickelte ihr Wachstum 4 Tage nach der Verwundung eingestellt hatte. Dieselben waren 1,5—6 mm lang. Einige von diesen Wurzelspitzen wurden mikroskopisch untersucht, sie enthielten in ihren Hauben keine Statolithenstärke. Ähnlichen Wurzeln wurde die kräftig wachsende Spitze in der Streckungszone abgeschnitten und die Wurzeln horizontal gelegt. Nach 24 Stunden waren alle Wurzelspitzen herabgekrümmt, ihre Zuwächse betrugen 1,5, 2, 4, 8, 8, 11 mm, die Hauben aller Wurzelspitzen besaßen Statolithenstärke. Es ließ sich feststellen, daß der ungekrümmte, während des Versuches anfangs zugewachsene Teil, wo also die Wurzel nicht geotropisch war, höchstens etwa 1 mm lang war.

Versuch 25.

1—1,5 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem etwas über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet und bei einer Temperatur von 19—23° C. an einem Klinostaten mit horizontaler Achse rotieren gelassen. Die Wurzeln befanden sich in feuchter Luft. Nach 24 Stunden zeigten alle eine traumatrope Krümmung, welche jedoch von einer merkwürdigen Form war. Die Spitze zeigte eine Krümmung, dann folgte eine gerade oder kaum merklich gekrümmte, 1,5—2 cm lange Zone, worauf wiederum eine Krümmung folgte, die sich jedoch schon im ausgewachsenen Teile der Wurzel befand (Fig. 180*a*). Es gab auch einige wenige Wurzeln, die bloß eine Krümmung an der Spitze aufwiesen (Fig. 180*c*). Nach weiteren 24 Stunden war bloß die in der ausgewachsenen Zone vorhandene Krümmung erhalten, der vor dem Quereinschnitt befindliche wachstumsfähige Teil der Wurzel war gerade, bloß bei 2 von 12 Wurzeln war dieser Teil ganz schwach gekrümmt. Die Spitze, welche ursprünglich im Sinne der traumatropen Krümmung gekrümmt war, zeigt bei einigen Wurzeln eine entgegengesetzt gerichtete Krümmung (Fig. 180*c*).

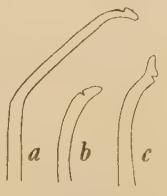


Fig. 180. Traumatropisch gekrümmte Wurzeln von *Vicia faba*. *a*, *c* 24 Stunden, *b* 12 Stunden am Klinostaten nach der Verwundung.

Versuch 26.

3 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen Quereinschnitt verwundet und sofort eingegipst. Nach 6 Tagen wurden dieselben befreit und die Spitze ihnen a) durch Ergänzung des Einschnittes zu einem vollständigen Querschnitt, b) durch einen dicht oberhalb des Einschnittes geführten Querschnitt entfernt. Hierauf wurden die Wurzeln in Sägespäne eingepflanzt (T. = 17°—20° C.). Nach 24 Stunden weisen beiderlei Wurzeln deutliche (50°—160°) traumatrope Krümmungen auf, welche im Sinne der ursprünglichen Verwundung ohne Ausnahme als negativ traumatrope zu bezeichnen sind. Bei beiderlei Wurzeln sind die Krümmungen etwa gleich stark. Die Krümmungen sind nach weiteren 24 Stunden noch größer, die

Wurzeln bilden zuweilen sogar eine Schlinge (Fig. 174 *c*, *d*). Die Wurzeln b) sind im Durchschnitt stärker gekrümmt, als diejenigen sub a) angeführten (Fig. 174 *a*, *b*).

Versuch 27.

1,5 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch einen über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet, sodann in Gips verschlossen und im Dunklen bei 18—21° C. gelassen. Nach 4 Tagen wurden die Wurzeln aus dem Gipsverbande befreit. Sie enthalten in der Haube etwa $^1/_3$ der ursprünglichen Statolithenstärke, oberhalb der Wundfläche überhaupt keine Stärke. Andere Wurzeln wurden in Sägespänen weiter kultiviert. Nach 24 Stunden sind die Wurzeln stark negativ traumatropisch gekrümmt. Die Krümmung beträgt 45°—95°. Die beiden Wundflächen klaffen deutlich voneinander, etwa wie in Fig. 174 *a*, *b*. Nach weiteren 24 Stunden hat bei einigen Wurzeln die Krümmung zugenommen, bei anderen ist die Spitze geotropisch abwärts gekrümmt. Es sind dies Wurzeln, bei welchen der Quereinschnitt höchstens bis zur Mitte des Pleroms geführt wurde. Wieder nach 24 Stunden (72 nach dem Befreien) zeigen einige Wurzeln einen deutlich höckerförmigen Callus an der oberen Wundfläche, die ursprüngliche Haube ist zur Seite geschoben. Der Callus enthält schon Stärke, dieselbe ist jedoch noch nicht leicht beweglich. Kontrollwurzeln, denen vor dem Eingipsen die Spitze ganz abgeschnitten wurde und welche sonst ebenso wie die angeschnittenen Wurzeln behandelt wurden, haben schon ihre Spitze samt einem Statolithenkomplex regeneriert. Andere Wurzeln zeigen die obere Wundfläche verzogen, die untere 5—10 mm von der Spitze entfernt. Schließlich gibt es auch Wurzeln, bei welchen die obere Wundfläche schief verzogen ist, die untere jedoch ganz wenig von dem Transversalmeristem entfernt. In dem Teile, welcher die ursprüngliche Wurzelspitze mit dem Wurzelkörper verbindet, bildet sich in ein wenig verlängerten Zellen ein neuer Statolithenkomplex (Fig. 173), wogegen die ursprüngliche Haube keine Statolithenstärke mehr besitzt.

Versuch 28.

In anderen Versuchen wurden Wurzeln von *Vicia faba* durch Quereinschnitte bis etwas über die Mitte des Pleroms verwundet und sofort in Gips eingegossen. Nach 4 Tagen wurden die Wurzeln befreit und einige auf 15 Minuten in Wasser gelegt. Es trat keine Krümmung ein. Hierauf wurden diese und andere Wurzeln in Sägespäne in vertikaler Richtung eingepflanzt und weiter kultiviert. 24 Stunden nach dem Befreien waren alle Wurzeln stark negativ traumatropisch gekrümmt, die Krümmung (d. h. die Ablenkung von der ursprünglichen Richtung) betrug bis 90° (Fig. 174 *a*, *b*). In nachfolgenden 24 Stunden steigerte sich die Krümmung bei einigen Wurzeln, bei anderen nahm sie ein wenig ab; wenn sich die Wunde durch Wachstum der jüngsten Teile der Wurzelspitze von dieser ein wenig entfernt hatte, so erschien eine geotropische Abwärtskrümmung der Wurzel. Die ursprüngliche traumatrope Krümmung blieb noch an 2 nachfolgenden Tagen in ihrem größten Teile erhalten.

Versuch 29.

4—5 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden durch seitliche, etwa zur Mitte des Pleroms reichende Quereinschnitte verwundet und in Sägespäne auf 1 St. 25 Min. vertikal eingepflanzt. Hierauf wurden einige dekapitiert, und zwar a) durch Ergänzung des ursprünglichen Einschnittes zu einem vollständigen Querschnitt, b) durch einen dicht oberhalb des ursprünglichen Einschnittes geführten Querschnitt. Beiderlei Wurzeln wurden wieder in Sägespäne gegeben. Nach $2^1/_2$ Stunden sind beiderlei Wurzeln traumatropisch gekrümmt, und zwar ausnahmslos negativ traumatropisch in Bezug auf die ursprüngliche Verwundung. Die Krümmung beträgt 21—30° und ist bei den Wurzeln b) schwächer (10° bis 19°), ja unter diesen gibt es auch Wurzeln mit kaum merklicher Krümmung (T = 18—21° C.).

Andere, durch ähnliche Einschnitte verwundete Wurzeln wurden $4^3/_4$ St. nach der Verwundung, wo die Wurzeln schon traumatropisch gekrümmt waren, dekapitiert, und zwar in der oben sub a) und b) angegebenen Weise. Andere Wurzeln (c) wurden ohne solche neue Verwundung zur Kontrolle in Sägespäne eingepflanzt. Nach 19 Stunden zeigen alle Wurzeln eine traumatrope Krümmung, die jedoch in keinem Fall zugenommen, eher abgenommen hat, da in allen 3 Gruppen auch schon fast gerade Wurzeln vorkommen.

Literatur.

Andrews, F. M. (I). Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVIII. 1902.

Baranetzky, J. (I). Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, 1901, Ergzb.

de Bary, A. (I). Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

Bertrand (I). Loi des surfaces libres, Comptes rendus. Paris 1884.

Brunchhorst, J. (I). Die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Pflanze. Ber. d. d. bot. Ges. 1884.

Buchner, E. (I). Zuwachsgrößen und Wachstumsgeschwindigkeiten bei Pflanzen. Diss. Leipzig 1901.

Burns, G. P. (I). Regeneration and its relation to traumatropism. Beih. z. Bot. Ctblt. Bd. XVIII. 1904.

Chauveaud (I). Recherches embryogèniques sur l'appareil lactifère des Euphorbiacées etc. Ann. de sc. nat. Bot. T. 14. VII. Ser. 1891.

Ciesielski, T. (I). Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1872.

Correns, C. (I). Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.

Czapek, Fr. (I). Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXVII. 1895. p. 243.

Czapek, Fr. (II). Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. w. Bot. Bd. XXXII. 1898. p. 175.

Czapek, Fr. (III). Über den Vorgang der geotropischen Reizperception in der Wurzelspitze. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XIX. 1901. p. 116.

Darwin, Fr. (I). On the Connection between Geotropism and Growth. Linn. soc. Journ. Bot. V. XIX. 1882.

Detto, C. (I). Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- u. Deszendenzproblem. Jena 1904.

Driesch, H. (I). Analytische Theorie der organischen Entwickelung. Leipzig 1894. Arch. f. Entwmech. IV, 1896.

Driesch, H. (II). Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Arch. f. Entwmech. VIII, 1899.

Driesch, H. (III). Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

Ericksson, M. (I). Über das Urmeristem der Dicotylenwurzel. Jahrb. f. wiss. Bot. XI, 1877.

Farmer, Moore, Digby (I). On the cytology of apogamy and apospory. Proc. Roy. Soc. V, 71. 1903.

Fitting, H. (I). Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken etc. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIX. 1903.

Flauhault, M. (I). Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames. Ann. de sc. nat T. 6, VI. Serie, 1878.

Frank, A. B. (I). Beiträge zur Pflanzenphysiologie. (I. Über die durch die Schwerkraft verursachten Bewegungen von Pflanzenteilen). Leipzig 1868.

Gerassimoff, J. J. (I). Zur Physiologie der Zelle. Bull. de la soc. des Naturalistes de Moscou. 1904.

Gerassimoff, J. J. (I). Über die Größe des Zellkernes. Beih. z. bot. Ctbl. Bd. XVIII. 1904.

Giesenhagen, K. (I). Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche. Stuttgart, 1905.

Goebel, K. (I). Organographie der Pflanzen, Jena 1898—1901.

Goebel, K. (II). Über Regeneration im Pflanzenreiche. Biol. Cbt. 1902.

Guignard, L. (I). Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. T. VII. Serie. 1891.

Haberlandt, G. (I). Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVIII. 1903. p. 447.

Haberlandt, G. (II). Physiologische Pflanzenanatomie. III. Aufl. Leipzig 1904.

Hannig, E. (I). Zur Physiologie der pflanzlichen Embryonen. I. Bot. Ztg. I. Abt. 1904.

Hansen, A. (I). Über Adventivbildungen bei den Pflanzen. Abh. der Senckenb. naturf. Ges. Bd. XII. 1881.

Hildebrand, F. (I). Einige Beobachtungen an Keimlingen und Stecklingen. Bot. Ztg. 1892.

Hof, A. (I). Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Ctbt. Bd. 76. 1898.

Hušek, G. (I). Über Stärkekörner in den Wurzelhauben von *Allium cepa*. Sitzb. d. kön. böhm. Ges. Wiss. Prag. 1902.

Klebs, G. (I). Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Körnicke, M. (I). Über Ortsveränderungen von Zellkernen. Sitzber. d. niederrh. Ges. Bonn. 1901.

Loeb, J. (I). Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. I. Würzburg 1891.

Lopriore, G. (I). Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Nova Acta d. Leop. Carol. Akad. Bd. LXVI. 1896.

Mac Dougal, D. T. (I). The curvature of roots. Botan. Gazette. XXIII. 1897.

Miehe, H. (I). Histol. u. exper. Unters. über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Botan. Clbl. LXXVIII. 1899.

Miehe, H. (II). Über die Wanderungen des Zellkernes. Flora. Bd. LXXXVIII. 1901.

Miehe, H. (III). Über correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. w. Bot. Bd. XXXVII. 1902.

Molisch, H. (I). Über das Längenwachstum geköpfter und unverletzter Wurzeln. Ber. d. d. bot. Ges. 1883.

Morgan, T. H. (I). Regeneration. Columbia University biological Series. VII. 1901.

Mottier, D. M. (I). Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI. 1898.

Mottier, D. M. (II). The effect of centrifugal force upon the cell. Ann. of. Bot. V. 13, 1899.

C. Nägeli u. H. Leitgeb (I). Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beitr. z. wiss. Botanik, Heft IV. Leipzig 1868. p. 73—160.

Nathansohn, A. (I). Über Parthenogenesis bei *Marsilia* und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. d. bot. Ges. 1900.

Němec, B. (I). Über abnorme Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium cepa*. Sitzb. d. kön. böhm. Ges. d. Wiss. 1898.

Němec, B. (II). Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von *Allium cepa*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII.

Němec, B. (III). Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena 1901.

Němec, B. (IV). Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVI. 1901.

Němec, B. (V). Die Perception des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. XX. 1902. p. 339.

Němec, B. (VI). Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- u. Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIX. 1904.

Němec, B. (VII). Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. Beihefte z. bot. Ctbl. Bd. XVII. 1904.

Němec, B. (VIII). Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. IV. Sitzb. d. kön. böhm. Ges. d. Wiss. Prag. 1904.

Nestler, A. (I). Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitzb. d. mat. nat. Cl. d. Kais. Akad. Wien. 1898.

Noll, F. (Ia). Heterogene Induction. Leipzig 1892.

Noll, F. (I). Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirtschaftliche Jahrbücher. 1900. p. 361.

Noll, F. (II). Über die Umkehrungsversuche mit Bryopsis nebst Bemerkungen über Zellen und Energiden. Ber. d. d. bot. Ges. 1900.

Noll, F. (III). Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landwirtschaftliche Jahrbücher. 1901. Ergbd. I. p. 145.

Noll, F. (IV). Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Ctblt. 1903.

Olufsen, L. (I). Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffelknollen. Beih. z. bot. Ctbl. Bd. XV. 1903.

Peters, L. (I). Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei *Helianthus annuus* und *Polygonum cuspidatum*. Diss. Göttingen. 1897.

Pfeffer, W. (II). Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. d. kön. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig. 1893.

Pfeffer, W. (I). Pflanzenphysiologie. II. Aufl. 1896—1904.

Pollock, J. B. (I). The mechanism of root curvature. Bot. Gazette V. XXIX. 1900.

Prantl, K. (I). Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. I. 1874.

Rosen, F. (1). Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Gew. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. VII.

Rothert, W. (I). Die Streitfrage über die Funktion der Wurzelspitze. Flora. 1894. Ergzbd.

Rothert, W. (II). Über Heliotropismus. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. VII.

Sachs, J. (I). Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. I. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg. Bd. I. 1874. p. 385.

Sachs, J. (II). Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. (Fortsetzung.) Arb. des bot. Inst. in Würzburg. Bd. I. 1874. p. 584.

Sargant, E. (I). The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*. I. Oogenesis. Ann. of Bot. V. X. 1896.

Schoute, J. C. (I). Die Stelärtheorie. Jena-Groningen, 1903.

Simon, S. (I). Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XL. 1904.

Spalding, V. M. (I). The traumatropic curvature of roots. Ann. of Bot. V. 8. 1894.

Strasburger, E. (I). Die Apogamie der Eualchemillen etc. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI. 1904.

Strasburger, E. (II). Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVI. 1901.

van Tieghem et Douliot, H. (I). Rech. compar. sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. sc. nat. T. 8. VII. Serie. 1888.

Tischler, G. (I). Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln. Flora 94, 1905.

Vöchting, H. (I). Über Organbildung im Pflanzenreich. I. Teil. Bonn 1878.

Vöchting, H. (II). Über die Regeneration der *Araucaria excelsa*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XL. 1904. p. 144—155.

Voigt, W. (I). Künstlich hervorgerufene Neubildung von Körperteilen bei Strudelwürmern. Sitzb. d. Niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn 1899.

Wakker, J. H. (I). Onderzoekingen over adventieve knoppen Acad. proefschrift Amsterdam. 1885.

Wasielewski, W. von (I). Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. I. Abschnitt. Jahrb. f. wiss. Bot. 1902.

Weismann, A. (I). Vorträge über Deszendenztheorie. Jena 1902.

Wiesner, J. (I). Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.

Winkler, H. (I). Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei Bryopsis. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV. 1900.

Winkler, H. (II). Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVI. 1901.

Winkler, H. (III). Über die Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyclamen-Arten. Ber. d. d. bot. Ges. 1902.

Zimmermann, A. (I). Die Morphologie und Physiologie des pfl. Zellkernes. Jena 1896.